



HAL
open science

Dynamique et flexibilité des clades de Symbiodinium associés aux coraux dans différents environnements, naturels et contrôlés

Héloïse Louise Marcelle Rouzé

► **To cite this version:**

Héloïse Louise Marcelle Rouzé. Dynamique et flexibilité des clades de Symbiodinium associés aux coraux dans différents environnements, naturels et contrôlés. Sciences agricoles. Université de la Polynésie Française, 2013. Français. NNT : 2013POLF0002 . tel-01481870

HAL Id: tel-01481870

<https://theses.hal.science/tel-01481870>

Submitted on 3 Mar 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES ETUDES
Mention « Systèmes Intégrés, Environnement, Biodiversité »
&
EN CO-TUTELLE AVEC
L'ECOLE DOCTORALE DE L'UNIVERSITE DE POLYNESIE FRANCAISE

Pour l'obtention du grade de Docteur
de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes & de l'Université de la Polynésie Française

Section CNU 67 : Biologie des populations et écologie
Spécialité : Physiologie génétique et moléculaire (EPHE, ED472)
& Ecologie marine et Génétique moléculaire (UPF, ED469)

**Dynamique et flexibilité des clades de *Symbiodinium*
associés aux coraux dans différents environnements,
naturels et contrôlés**

Héloïse Rouzé

Sous la co-direction de Serge PLANES (EPHE) & Gaël LECELLIER (UPF)
Sous l'encadrement scientifique de Véronique BERTEAUX-LECELLIER

CRIOBE USR 3278 CNRS-EPHE

Présentée et soutenue le 12 décembre 2013

Devant le jury composé de :

Denis ALLEMAND – Professeur des Universités, Directeur Scientifique du Centre Scientifique de Monaco	Examinateur
Véronique BERTEAUX-LECELLIER - Chargée de Recherche HDR, CRIOBE, USR 3278, Moorea	Examinatrice
Neil DAVIES - Directeur de Recherche, Directeur de la GUMP station, Moorea	Examinateur
Cécile FAUVELOT – Chargée de Recherche, HDR, IRD de Nouméa	Rapporteur
Paola FURLA - Professeur des Universités, Université de Nice	Rapporteur
Gaël LECELLIER- Maître de Conférence HDR, Université de Versailles-Saint Quentin en Yvelines	Directeur
Carmela LOPES- Maître de Conférence HDR, Université de la Polynésie française	Examinatrice
Serge PLANES - Directeur de Recherche CNRS&EPHE, Directeur du CRIOBE, USR3278	Directeur

CHAPITRE I	INTRODUCTION GENERALE	13
I	LES CORAUX: UNE ASSOCIATION MULTI-PARTENAIRES PERFORMANTE	15
I.1	LES CORAUX	15
I.1.1	Classification et morphologie	15
I.1.2	La biologie du corail	17
I.1.3	Réseau d'associations mutualistes/symbiotiques	20
I.2	LES <i>SYMBIODINIUM</i>	21
I.2.1	Diversité, phylogénie et systématique des <i>Symbiodinium</i>	21
I.2.2	Coexistence de la symbiose corail- <i>Symbiodinium</i>	24
I.2.3	Propriétés physiologiques des différents clades de <i>Symbiodinium</i>	25
II	SYMBIOSE CORAIL-SYMBIODINIUM	26
II.1	FORMATION ET STABILITE DE L'ASSOCIATION SYMBIOTIQUE	26
II.2	ASSOCIATIONS PRIVILEGIEES FACE AUX CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES	29
II.3	PERTURBATION DE LA SYMBIOSE CORAIL- <i>SYMBIODINIUM</i>	31
II.3.1	Déclencheurs: variations environnementales	32
II.3.1.1	Echelle globale	32
II.3.1.2	Perturbations à échelle locale	37
II.3.1.2.a	Apports terrigènes: eutrophisation, sédimentation et pollution	37
II.3.1.2.b	Evènements naturels	39
II.4	CONSEQUENCES SUR L'HOLOBIONTE	39
II.4.1	Les mécanismes du blanchissement corallien	39
II.4.2	Les maladies coralliennes	43
II.5	THEORIE SUR L'EVOLUTION DE L'ASSOCIATION SYMBIOTIQUE EN REPONSE AUX CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX	47
III	MAINTIEN DE L'ECOSYSTEME CORALLIEN: RESISTANCE, RESILIENCE ET ADAPTATION DES CORAUX	48
III.1	ROLE DES <i>SYMBIODINIUM</i>	50
III.2	ROLE DE L'HOTE CORALLIEN	51
IV	OBJECTIFS ET PRESENTATION DE CETTE THESE	53
CHAPITRE II	MATERIELS, METHODES ET PRINCIPES	56
I	CADRE D'ETUDE	57
I.1	DESCRIPTION GEOGRAPHIQUE	57
I.2	SITES D'ETUDES	58
II	ESPECES ETUDIEES	59
II.1	PORITIDAE: <i>PORITES RUS</i>	59
II.2	POCILLOPORIDAE: <i>POCILLOPORA DAMICORNIS</i>	60
II.1	AGARICIIDAE : <i>PAVONA CACTUS</i>	60
II.1	ACROPORIDAE: <i>ACROPORA CYTHEREA & ACROPORA PULCHRA</i>	62
III	CARACTERISATIONS ENVIRONNEMENTALES DES SITES	62
III.1	PARAMETRES CHIMIQUES DE L'EAU DE MER	62
III.2	PARAMETRES BIOLOGIQUES DE L'EAU DE MER	63
III.3	VARIABLES PHYSIQUES ET METEOROLOGIQUES	63
III.4	COMPOSANTES BENTHIQUES	64
IV	APPROCHES EXPERIMENTALES	65
IV.1	SUIVI SPATIO-TEMPOREL AUTOUR DE MOOREA	65
IV.2	EFFET DE LA PCO ₂	66
IV.2.1	Organismes d'étude, récoltes et acclimatation	66
IV.2.2	Modèle expérimental de l'incubation à différents niveaux de pCO ₂	67
IV.2.3	VARIABLES physiologiques des algues symbiotiques	68
IV.2.3.1	Activité photosynthétique: fluorescence chlorophyllienne	68
IV.2.3.1.a	Le principe	68

IV.2.3.1.a	Efficacité du PSII	70
<u>IV.2.3.2</u>	Teneurs en chlorophylles et densités des <i>Symbiodinium</i> dans les tissus coralliens	70
V	OUTILS DE BIOLOGIE MOLECULAIRE	71
V.1	EXTRACTION D'ADN TOTAL DE CORAIL	71
V.2	STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ET DE PRELEVEMENT DES TISSUS	71
V.3	CHOIX DE LA TECHNIQUE D'EXTRACTION D'ADN	72
V.4	PRINCIPE DE LA PCR EN TEMPS REEL (qPCR)	73
V.5	CONDITIONS DE LA QPCR	75
V.6	QUANTIFICATION DES ENDO-SYMBIOTES (<i>SYMBIODINIUM</i>) ASSOCIES AUX CORAUX	76
V.6.1	Détermination des amorces universelles des polypes adaptées à la qPCR	76
V.6.2	Détermination des caractéristiques d'amplification des couples d'amorces	78
<u>V.6.2.1</u>	Matériel biologique utilisé pour les tests de caractérisation des couples d'amorces clade-spécifiques.....	78
<u>V.6.2.2</u>	Evaluation et caractérisation des performances des couples d'amorces en qPCR.....	79
<u>V.6.2.3</u>	Analyse des amorces spécifiques d'un clade (A-F)	80
<u>V.6.2.4</u>	Analyse des amorces universelles de polypes.....	83
<u>V.6.2.5</u>	Analyse des amorces universelles de <i>Vibrio</i> spp.	85
V.7	QUANTIFICATION ABSOLUE PAR QPCR	85
V.7.1	Equations de conversion, quantité= f(Ct), pour les <i>Symbiodinium</i>	85
<u>V.7.1.1</u>	Préparation d'amplicons 28S des différents ADN souches de <i>Symbiodinium</i>	85
<u>V.7.1.2</u>	Quantification de la région 28S à partir d'amplicons d'ADN de souches pures.....	86
<u>V.7.1.3</u>	Extraction de <i>Symbiodinium</i> associés aux coraux	87
<u>V.7.1.4</u>	Quantification des cellules de <i>Symbiodinium</i> par qPCR.....	87
<u>V.7.1.5</u>	Quantification de la région 28S à partir d'amplicons d'ADN d'homogénat de coraux....	88
<u>V.7.1.6</u>	Relations cellules/Ct par clade de <i>Symbiodinium</i>	88
V.8	CARACTERISATION DE MARQUEURS GENETIQUES	89
V.8.1	Phénotypes de <i>Pocillopora damicornis</i>	89
V.8.2	Sous-clades de <i>Symbiodinium</i>	90
VI	ANALYSES STATISTIQUES.....	91
CHAPITRE III SUIVI SPATIO-TEMPOREL		93
I	CARACTERISATION DES SITES D'ETUDES	94
I.1	CHOIX DES SITES.....	94
I.1.1	Description générale de l'environnement.....	94
I.2	CARACTERISATION GLOBALE DES SITES.....	96
I.2.1	Les paramètres physiques, chimiques et biologiques globaux	96
<u>I.2.1.1</u>	Caractérisation entre saisons	96
<u>I.2.1.2</u>	Caractérisation entre sites.....	98
<u>I.2.1.3</u>	Composition benthique globale.....	99
I.2.1.3.a	Les groupes benthiques.....	99
I.2.1.3.b	Les genres coralliens dominants.....	100
I.3	LES VARIATIONS DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX AU COURS DU SUIVI SPATIO-TEMPOREL	101
I.3.1	Caractéristiques physiques et météorologiques.....	101
<u>I.3.1.1</u>	Températures des eaux.....	101
<u>I.3.1.2</u>	L'irradiance	102
<u>I.3.1.3</u>	Précipitations	102
<u>I.3.1.4</u>	La sédimentation	104
<u>I.3.1.5</u>	Les polluants (e.g. pesticides, hydrocarbures)	105
I.3.2	Caractéristiques chimiques et biologiques	105
<u>I.3.2.1</u>	Nutriments.....	105
<u>I.3.2.2</u>	Phytoplancton	108
II	CHOIX DES ESPECES DE CORAUX : ESPECES ASSOCIEES A DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> MULTI-CLADES.....	110

II.1	TESTS PRELIMINAIRES.....	110
II.2	SELECTION DES ESPECES MODELES POUR LE SUIVI	111
III	NATURE DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> ASSOCIEES A TROIS ESPECES DE CORAUX DES GENRES <i>ACROPORA</i>, <i>POCILLOPORA</i> ET <i>PORITES</i>	113
III.1	RICHESSE DE LA DIVERSITE DES PROFILS CORAIL- <i>SYMBIODINIUM</i> ENTRE ESPECES CORALLIENNES ET A ECHELLE SPATIALE	114
III.1.1	Acropora : <i>A. cytherea</i>	114
III.1.2	Pocillopora <i>damicornis</i>	115
III.1.3	Porites <i>rus</i>	115
III.2	COMPOSITION ET DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> AU SEIN DE L'HOTE	116
III.2.1	Acropora <i>cytherea</i>	116
III.2.1.1	Nature des associations hôte- <i>Symbiodinium</i>	116
III.2.1.2	Flexibilité et/ou fidélité des associations hôte- <i>Symbiodinium</i>	119
III.2.1.3	Interaction entre clades de <i>Symbiodinium</i>	120
III.2.2	Pocillopora <i>damicornis</i>	122
III.2.2.1	Nature des associations hôte- <i>Symbiodinium</i>	122
III.2.2.2	Flexibilité et/ou fidélité des associations hôte- <i>Symbiodinium</i>	123
III.2.2.3	Interaction entre clades de <i>Symbiodinium</i>	125
III.2.3	Porites <i>rus</i>	127
III.2.3.1	Nature des associations hôte- <i>Symbiodinium</i>	127
III.2.3.2	Flexibilité et/ou fidélité des associations hôte- <i>Symbiodinium</i>	128
III.2.3.3	Interaction entre les clades de <i>Symbiodinium</i>	130
III.2.4	Bilan	131
IV	LIEN ENTRE LES CLADES ET LES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX.....	133
IV.1	<i>ACROPORA CYTHEREA</i>	133
IV.1.1	Site V1.....	134
IV.1.2	Site V3.....	136
IV.1.3	Site Li	139
IV.2	<i>POCILLOPORA DAMICORNIS</i>	142
IV.2.1	Site V1.....	142
IV.2.2	Site V3.....	144
IV.2.3	Site Li	148
IV.2.4	Site Ma.....	151
IV.3	<i>PORITES RUS</i>	154
IV.3.1	Site V1.....	154
IV.3.2	Site V3.....	157
IV.3.3	Site Li	159
IV.3.4	Site Ma	162
V	DESCRIPTION DE LA MALADIE CORALLIENNE.....	166
VI	ROLE DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> ASSOCIEES AUX CORAUX DANS LA PREDISPOSITION A LA RESISTANCE CONTRE LA MALADIE	166
VII	ROLE DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> ASSOCIEES AUX CORAUX DANS LA PREDISPOSITION A LA RESISTANCE CONTRE UNE INFECTION BACTERIENNE DE <i>VIBRIOS</i>.....	167
VII.1	IDENTIFICATION DES <i>VIBRIO</i> SPP.....	169
VII.2	INFECTION BACTERIENNE DE <i>VIBRIO</i> SPP. ET CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES	169
VII.3	INFECTION BACTERIENNE DE <i>VIBRIO</i> SPP. ET COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i>	170
VII.3.1	Etude de la diversité des communautés de <i>Symbiodinium</i> associés aux coraux présentant une apparition de <i>Vibrio</i> spp.	170
VII.3.2	Etude de la dynamique des communautés de <i>Symbiodinium</i> associés aux coraux présentant une acquisition ou une perte de <i>Vibrio</i> spp.....	170
VII.3.2.1	Variations quantitative des clades lors des infections de <i>Vibrio</i> spp.	171
VII.3.2.2	Variations quantitative des clades lors des pertes des <i>Vibrio</i> spp.....	171
VIII	BILAN.....	173

CHAPITRE IV : EFFET D'UN GRADIENT DE PCO₂ SUR LA PHYSIOLOGIE DE 4 ESPECES DE CORAUX ET SUR LA DYNAMIQUE DES CLADES DE SYMBIODINIUM QUI LEURS SONT ASSOCIES	174
I CONDITIONS PHYSIQUES ET CHIMIQUES DE L'EAU DES MESOCOSMES	176
II PERFORMANCE DES ACTIVITES PHOTOSYNTHETIQUES CHEZ LES 4 ESPECES DE CORAUX	177
II.1 FLUORESCENCE DE BASE (F ₀) EN PHASE T1	178
II.2 PERFORMANCE PHOTOSYNTHETIQUE EVALUEE PAR LES RAPPORT F _v /F _m ET F _v '/F _m ' EN PHASE T1	182
III DIVERSITE, FLEXIBILITE ET PROPRIETES PHYSIOLOGIQUES DES COMMUNAUTES DE SYMBIODINIUM ASSOCIEES A 4 ESPECES DE CORAUX	184
III.1 DIVERSITE, COMPOSITION DES CLADES DE SYMBIODINIUM ET VARIATIONS INTRA-SPECIFIQUES EN PHASE D'ACCLIMATATION T1	184
III.1.1 Pavona cactus	185
III.1.2 Pocillopora damicornis	186
III.1.3 Acropora pulchra	187
III.1.4 Porites rus	189
III.2 INTERACTIONS ET PROPRIETES PHYSIOLOGIQUES DES CLADES DE SYMBIODINIUM (EFFICACITE PHOTOSYNTHETIQUE) EN PHASE T1	190
III.3 REGULATION DES CLADES DE SYMBIODINIUM EN PHASE T1	192
IV EFFET DU GRADIENT DE PCO₂ SUR LA PHYSIOLOGIE DES CORAUX (T2)	194
IV.1 MESURE DES EFFICACITES PHOTOSYNTHETIQUES (F _v /F _m ET F _v '/F _m ') EN PHASE T2	195
IV.2 DENSITES DE SYMBIODINIUM EN PHASE T2	196
IV.3 TENEURS EN CHLOROPHYLLES A ET C ₂ EN PHASE T2	197
V REPONSES DES COMMUNAUTES DES SYMBIODINIUM FACE AU GRADIENT DE PCO₂ (PHASE T2)	198
V.1 FLEXIBILITE ET COMPOSITION DES COMMUNAUTES DE SYMBIODINIUM EN REPONSE AU GRADIENT DE PCO ₂	199
V.1.1 Flexibilité des associations corail-clades de Symbiodinium	199
V.1.2 Evolution de la composition des communautés de Symbiodinium face au gradient de pCO ₂	200
V.1.2.1 Pavona cactus	200
V.1.2.2 Pocillopora damicornis	201
V.1.2.3 Acropora pulchra	201
V.1.2.4 Porites rus	202
V.2 DYNAMIQUE DES CLADES DE SYMBIODINIUM EN REPONSE AU GRADIENT DE PCO ₂	203
V.2.1 Pavona cactus	203
V.2.2 Pocillopora damicornis	204
V.2.3 Acropora pulchra	205
V.2.4 Porites rus	207
VI LIEN ENTRE LES COMMUNAUTES DE SYMBIODINIUM ET LES PROPRIETES PHYSIOLOGIQUES DE CORAUX EXPOSES A DIFFERENTES PCO₂	209
CHAPITRE V DISCUSSION GENERALE & PERSPECTIVES	212
I NATURE FLEXIBLE ET DYNAMIQUE DES ASSOCIATIONS CORAIL-SYMBIODINIUM	213
I.1 FLEXIBILITE DES ASSOCIATIONS CORAIL-SYMBIODINIUM	213
I.2 DYNAMIQUE DES ASSOCIATIONS CORAIL-SYMBIODINIUM	216
II CONTROLE PAR L'HOTE DE L'ASSOCIATION CORAIL-SYMBIODINIUM	218
III INFLUENCE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES SUR L'ASSOCIATION CORAIL-SYMBIODINIUM	221
IV ROLE DE L'ASSOCIATION CORAIL-SYMBIODINIUM SUR LA SANTE DU CORAIL	224
ANNEXES	231
BIBLIOGRAPHIE	233

Liste des figures

FIGURE 1 : DISTRIBUTION DES RECIFS CORALLIENS HERMATYPIQUES.	14
FIGURE 2 : ASSOCIATION MULTIPARTENAIRES DES CORAUX. SYMBIOSE ENTRE LE POLYPE ET LES ALGUES PHOTOSYNTHETIQUES DU GENRE <i>SYMBIODINIUM</i> . VUE SCHEMATIQUE DU POLYPE ET DU TISSU COENOSARQUAL.	16
FIGURE 3 : PRINCIPAUX TYPES DE MORPHOLOGIES DE COLONIES RETROUVEES CHEZ LES CORAUX SCLERACTINIAIRES.	17
FIGURE 4 : ARBRE PHYLOGENETIQUE DU GENRE <i>SYMBIODINIUM</i>	23
FIGURE 5 : LES STRATEGIES D'ACQUISITIONS DES <i>SYMBIODINIUM</i> CHEZ LES CORAUX PAR TRANSMISSION: A) VERTICALE OU MATERNELLE, OU B) HORIZONTALE DU MILIEU ENVIRONNANT	26
FIGURE 6 : MODELE DE CONTROLE CELLULAIRE DE L'HOTE POUR LA FORMATION, LE MAINTIEN ET LA DISRUPTION DE LA SYMBIOSE AVEC LES ZOOXANTHELLES.....	28
FIGURE 7 : CARTE DES PREVISIONS DES CHANGEMENTS DE LA CHIMIE DES OCEANS DANS DIFFERENTES REGIONS DU MONDE	35
FIGURE 8 : MECANISMES DE REGULATION DU pH INTERNE CHEZ LES CORAUX	35
FIGURE 9 : A) VUE CONCEPTUELLE DU CYCLE INTRACELLULAIRE DU CARBONE DANS LA SYMBIOSE CORAIL- <i>SYMBIODINIUM</i> . B) REPRESENTATION CONCEPTUELLE DE LA RUPTURE DE LA SYMBIOSE	42
FIGURE 10 : MALADIES INFECTIEUSES DES CORAUX.....	43
FIGURE 11 : REPRESENTATION DES 5 MALADIES CORALLIENNES REpondant AU POSTULAT DE KOCH, MONTRANT LA MALADIE, L'HOTE CORALLIEN ET LE PATHOGENE MICROBIEN.	46
FIGURE 12 : ILLUSTRATION DE LA THEORIE DE L'EVOLUTION DU CONTINUUM OPPORTUNISME/PARASITISME-MUTUALISME SOUS INFLUENCE DU GENOTYPE L'HOTE CORALLIEN ET DES <i>SYMBIODINIUM</i> ET DE L'ENVIRONNEMENT	48
FIGURE 13: LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DE L'ILE DE MOOREA, DANS L'ARCHIPEL DE LA SOCIETE.....	57
FIGURE 14 : PHOTOGRAPHIES <i>IN SITU</i> DES ESPECES DE CORAUX ETUDIEES.....	61
FIGURE 15 : PLAN EXPERIMENTAL DE L'EXPERIENCE D'INCUBATION A DIFFERENTES PCO ₂	68
FIGURE 16 : PROCEDURE POUR EVALUER L'ACTIVITE PHOTOSYNTHETIQUE DES ZOOXANTHELLES PAR METHODE DE PAM-FLUORIMETRIE, A) AVANT EXCITATION LUMINEUSE ET B) PENDANT EXCITATION LUMINEUSE.	69
FIGURE 17 : PRINCIPE DE LA qPCR : 1) DENATURATION DE L'ADN DOUBLE BRIN, 2) HYBRIDATION DES AMORCES SUR L'ADN SIMPLE BRIN ET 3) ELONGATION ET INSERTION DE L'AGENT INTERCALANT FLUORESCENT.	74
FIGURE 18 : ORGANISATION DU GENE DE L'ARN RIBOSOMAL 45S.	76
FIGURE 19 : COURBES STANDARDS ET EQUATIONS DES REGRESSIONS LINEAIRES DES DIFFERENTS COUPLES D'AMORCES CLADE-SPECIFIQUE A A F ET UNIVERSELS AUX <i>SYMBIODINIUM</i>	82
FIGURE 20 : ETUDE DES AMORCES UNIVERSELLES DES POLYPES.....	84
FIGURE 21 : GAMME STANDARD DES RELATIONS DU NOMBRE DE CELLULES DE <i>SYMBIODINIUM</i> PAR RAPPORT AUX CT	89
FIGURE 22 : SCHEMA DES AMPLICONS OBTENUS AVEC DIFFERENTS COUPLES D'AMORCES	91
FIGURE 23 : LOCALISATION DES SITES DE SUIVI AUTOUR DE MOOREA, VAIARE COTE EST AVEC LES SITES 'V1' ET 'V3', MAHAREPA COTE NORD AVEC LE SITE 'MA', ET HAAPITI COTE OUEST AVEC LE SITE 'LI'.....	95
FIGURE 24 : CARACTERISATION DES SAISONS SECHES 2011 (SS11) ET 2012 (SS12) ET HUMIDES 2011 (SH11) ET 2012 (SH12) PAR ACP DISCRIMINANTE.....	96
FIGURE 25 : CARACTERISATION DES SITES: A) AFD DES DONNEES ENVIRONNEMENTALES ; B) AFC DE LA COMPOSITION BENTHIQUE ; ET C) AFC DES GENRES CORALLIENS DOMINANTS	99
FIGURE 26 : COURBES DE TEMPERATURE SUR LES DIFFERENTS SITES DE SUIVIS DE FEVRIER 2011 A AOUT 2012	101
FIGURE 27 : CYCLE JOURNALIER MOYEN DES IRRADIANCES SUR LES DIFFERENTS SITES DE SUIVI AU COURS DES SAISONS SECHES ET HUMIDES.	102
FIGURE 28 : PRECIPITATIONS SUR LES DIFFERENTS SITES DE SUIVI DURANT LA PERIODE DE JANVIER 2011 A AOUT 2012.	103
FIGURE 29 : TAUX DE SEDIMENTATION SUR LES DIFFERENTS SITES DE SUIVI DURANT LA PERIODE DE FEVRIER 2011 A AOUT 2012... ..	104
FIGURE 30 : COURBES DE VARIATIONS DES TENEURS EN NUTRIMENTS DANS LA COLONNE D'EAU DES DIFFERENTS RECIFS FRANGEANT DE FEVRIER 2011 A AOUT 2012.....	106
FIGURE 31 : COMPOSITION DU PHYTOPLANCTON SUR LES DIFFERENTS SITES DE SUIVI DE FEVRIER 2011 A AOUT 2012.....	108
FIGURE 32 : PROFILS DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> IDENTIFIES DURANT LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL SELON LES DIFFERENTS SITES DE SUIVIS 'LI', 'MA', 'V1' ET 'V3'	114
FIGURE 33 : SUIVI DE LA QUANTITE DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D ASSOCIES AUX COLONIES MARQUEES D' <i>ACROPORA CYTHEREA</i> , SUR LES SITES DE LINAREVA (LI), VAIARE 1 (V1) ET VAIARE 3 (V3).....	118
FIGURE 34 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) UTILISANT LES QUANTITES DES CLADES A-D EN NOMBRE DE COPIES 28S CHEZ <i>A. CYTHEREA</i> DURANT LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE JUIN 2011 A AOUT 2012	122
FIGURE 35 : SUIVI DE LA QUANTITE DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D ASSOCIES AUX COLONIES MARQUEES DE <i>P. DAMICORNIS</i> , SUR LES SITES DE LINAREVA (LI), VAIARE 1 (V1), VAIARE 3 (V3) ET MAHAREPA (MA).....	124
FIGURE 36 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) UTILISANT LES QUANTITES DES CLADES A-D EN NOMBRE DE COPIES 28S AU SEIN DES POLYPES CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i> DURANT LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE FEVRIER 2011 A AOUT 2012	126

FIGURE 37 : SUIVI DE LA QUANTITE DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D ASSOCIES AUX COLONIES MARQUEES DE <i>P. RUS</i> , SUR LES SITES DE LINAREVA (Li), VAIARE 1 (V1), VAIARE 3 (V3) ET MAHAREPA (MA)	129
FIGURE 38 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) UTILISANT LES QUANTITES DES CLADES A-D EN NOMBRE DE COPIES 28S CHEZ <i>P. RUS</i> DURANT LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE OCTOBRE 2011 A AOUT 2012	131
FIGURE 39 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>A. CYTHEREA</i> AU SITE V1	136
FIGURE 40 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>A. CYTHEREA</i> AU SITE V3	138
FIGURE 41 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>A. CYTHEREA</i> AU SITE 'Li'	141
FIGURE 42 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i> AU SITE V1	144
FIGURE 43 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i> AU SITE V3	147
FIGURE 44 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i> AU SITE 'Li'	150
FIGURE 45 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i> AU SITE MA.....	153
FIGURE 46 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. RUS</i> AU SITE V1	156
FIGURE 47 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. RUS</i> AU SITE V3	159
FIGURE 48 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. RUS</i> AU SITE Li	160
FIGURE 49 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES BASEE SUR LES VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-D EN LIEN AVEC LES VARIATIONS ENVIRONNEMENTALES, CHEZ <i>P. RUS</i> AU SITE MA	164
FIGURE 50 : DEVELOPPEMENT DE LA MALADIE CORALLIENNE SUR LES CORAUX <i>A. CYTHEREA</i> ENTRE FEVRIER ET AVRIL 2012	166
FIGURE 51 : COMPOSITION DES COMMUNAUTES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES CLADES A-D ASSOCIES AUX 11 COLONIES D' <i>A. CYTHEREA</i> DU SUIVI, DES SITES Li ET V3 ENTRE JUILLET 2011 ET AOUT 2012.....	168
FIGURE 52 : ANALYSES EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) UTILISANT LES DELTAS DES QUANTITES DES <i>SYMBIODINIUM</i> CLADES A-D POUR ESTIMER LEUR DYNAMIQUE, ASSOCIEE AUX COLONIES D' <i>A. CYTHEREA</i> PROVENANT DES SITES 'Li' ET 'V3'	172
FIGURE 53 : FLUORESCENCES DE BASE ENREGISTREES A T1 DE JOUR ET DE NUIT CHEZ LES DIFFERENTES BOUTURES APPARTENANT AUX QUATRE ESPACES CORALLIENNES	178
FIGURE 54 : REPRESENTATION EN BOITE A MOUSTACHE DES DONNEES DES FLUORESCENCES DE BASES F0	181
FIGURE 55 : PERFORMANCES PHOTOSYNTHETIQUES EVALUEES PAR LE RAPPORT Fv/Fm A T1 DE JOUR ET DE NUIT CHEZ LES DIFFERENTES BOUTURES APPARTENANT AUX QUATRE ESPACES CORALLIENNES	183
FIGURE 56 : COMPOSITION A T1 DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> RETROUVEE DANS DIFFERENTES BOUTURES (A, B, D ET F) DE SIX COLONIES MERES DISTINCTES DE <i>P. CACTUS</i>	185
FIGURE 57 : COMPOSITION A T1 DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> RETROUVEE DANS DIFFERENTES BOUTURES (A, B, D ET F) DE SIX COLONIES MERES DISTINCTES DE <i>P. DAMICORNIS</i>	187
FIGURE 58 : COMPOSITION A T1 DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> RETROUVEE DANS DIFFERENTES BOUTURES (A, B, D ET F) DE SIX COLONIES MERES DISTINCTES D' <i>A. PULCHRA</i>	188
FIGURE 59 : COMPOSITION A T1 DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> RETROUVEE DANS DIFFERENTES BOUTURES (A, B, D ET F) DE SIX COLONIES MERES DISTINCTES DE <i>P. RUS</i>	189
FIGURE 60 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) UTILISANT LES QUANTITES DES CLADES A-D EN NOMBRE DE COPIES 28S AU SEIN DES POLYPES, ET LES PROPRIETES PHYSIOLOGIQUES DE FLUORESCENCE CHLOROPHYLLIENNE	191
FIGURE 61 : DIFFERENCE DES EFFICACITES PHOTOSYNTHETIQUES EFFECTIVES ET MAXIMALES EXPRIMEES PAR LES RAPPORTS (A) Fv/Fm DE NUIT ET (B) Fv'/Fm' DE JOUR, ENTRE LES PERIODE T2 ET T1, SELON LES CONDITIONS DE pCO ₂	196
FIGURE 62 : REPRESENTATION DES DENSITES DE <i>SYMBIODINIUM</i> ET DE LA DROITE DE REGRESSION CORRESPONDANTE A LA FIN DES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AU GRADIENT DE pCO ₂ CHEZ LES DIFFERENTES ESPACES CORALLIENNES <i>A. PULCHRA</i> (APUL), <i>P. CACTUS</i> (PCAC), <i>P. DAMICORNIS</i> (PDAM) ET <i>P. RUS</i> (PRUS).	197
FIGURE 63 : REPRESENTATION DES TENEURS EN CHLOROPHYLLE A ET C ₂ ET LES DROITES DE REGRESSION CORRESPONDANTES A LA FIN DES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AU GRADIENT DE pCO ₂ CHEZ LES DIFFERENTES ESPACES CORALLIENNES <i>A. PULCHRA</i> (APUL), <i>P. CACTUS</i> (PCAC), <i>P. DAMICORNIS</i> (PDAM) ET <i>P. RUS</i> (PRUS).	198
FIGURE 64 : FREQUENCES DES PERTES ET DES GAINS DES CLADES A-D DANS LES ESPACES <i>A. PULCHRA</i> , <i>P. CACTUS</i> , <i>P. DAMICORNIS</i> ET <i>P. RUS</i> APRES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AU GRADIENT DE pCO ₂	199

FIGURE 65 : COMPOSITION DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> EN NOMBRE DE COPIES 28S PAR POLYPE ASSOCIEES CHEZ <i>P. CACTUS</i>	200
FIGURE 66 : COMPOSITION DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> EN NOMBRE DE COPIES 28S PAR POLYPE ASSOCIEES CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i>	201
FIGURE 67 : COMPOSITION DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> EN NOMBRE DE COPIES 28S PAR POLYPE ASSOCIEES CHEZ <i>A. PULCHRA</i>	202
FIGURE 68 : COMPOSITION DES COMMUNAUTES DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> EN NOMBRE DE COPIES 28S PAR POLYPE ASSOCIEES CHEZ <i>P. RUS</i>	203
FIGURE 69 : VARIATIONS DES QUANTITES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DE CLADES A) C ET B) B, CHEZ <i>P. CACTUS</i> AU SEIN DES DIFFERENTES COLONIES APRES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AUX CONDITIONS DE PCO_2	204
FIGURE 70 : VARIATIONS DES QUANTITES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DE CLADES A) D ET B) B, CHEZ <i>P. DAMICORNIS</i> AU SEIN DES DIFFERENTES COLONIES APRES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AUX CONDITIONS DE PCO_2	205
FIGURE 71 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) DE LA DYNAMIQUE DES CLADES A-D APRES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION A UN GRADIENT DE PCO_2 CHEZ <i>A. PULCHRA</i>	206
FIGURE 72 : VARIATIONS DES QUANTITES DE CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DE CLADES : A) A ET B) C, CHEZ <i>A. PULCHRA</i> AU SEIN DES DIFFERENTES COLONIES, APRES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AUX DIFFERENTES CONDITIONS DE PCO_2	207
FIGURE 73 : VARIATIONS DES QUANTITES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DE CLADE : A) C ET B) B, CHEZ <i>P. RUS</i> AU SEIN DES DIFFERENTES COLONIES APRES DEUX SEMAINES D'EXPOSITION AUX CONDITIONS DE PCO_2	208
FIGURE 74 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) UTILISANT LES QUANTITES DES CLADES A-D EN NOMBRE DE COPIES 28S AU SEIN DES POLYPES, ET LES PROPRIETES PHYSIOLOGIQUES DE FLUORESCENCE CHLOROPHYLLIENNE	210
FIGURE 75 : IMPORTANCE DE LA SIGNATURE SYMBIOTIQUE DANS LA REPOSE DES CORAUX FACE AUX STRESS ENVIRONNEMENTAUX.	228

Liste des tableaux

TABLEAU 1 : SYNTHÈSE DES EFFETS DIRECTS SUR LA SANTÉ ET LA SURVIE DES CORAUX ADULTES, DES QUATRE PRINCIPAUX PARAMÈTRES DUS AU LESSIVAGE DES SOLS	38
TABLEAU 2 : PATHOGÈNES DES CORAUX	46
TABLEAU 3 : PÉRIODES D'ÉCHANTILLONNAGE DES DIFFÉRENTS PARAMÈTRES BIOLOGIQUES, PHYSIQUES ET CHIMIQUES DURANT LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE MOOREA ENTRE FÉVRIER 2010 ET AOÛT 2012	65
TABLEAU 4 : CARACTÉRISTIQUES DES DIFFÉRENTS COUPLES D'AMORCES UTILISÉS POUR L'IDENTIFICATION DES COMMUNAUTÉS ENDOSYMBIOTIQUES ASSOCIÉES AUX CORAUX PAR QPCR.....	77
TABLEAU 5 : CARACTÉRISTIQUES DES SOUCHES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DE RÉFÉRENCE OBTENUES DU LABORATOIRE BURR	79
TABLEAU 6: ÉVALUATION DES CT SEUIL PAR QPCR DES ADN GÉNOMIQUES DES SOUCHES DE <i>SYMBIODINIUM</i> PURES DES CLADES A A F, AVEC LES COUPLES D'AMORCES : CLADE-SPECIFIQUES.....	81
TABLEAU 7: RÉSULTATS STATISTIQUES DU TEST DE STUDENT SUR LA COMPARAISON PAR PAIRE DES ORDONNÉES À L'ORIGINE DES COURBES STANDARDS DES DIFFÉRENTS COUPLES D'AMORCES CLADE-SPECIFIQUE A-F ET UNIVERSELLES AUX <i>SYMBIODINIUM</i> , RÉALISÉES SUR LE MÉLANGE DES ADN GÉNOMIQUES DES SOUCHES DE <i>SYMBIODINIUM</i> A-F	83
TABLEAU 8: RÉSULTATS STATISTIQUES DU TEST DE STUDENT SUR LA COMPARAISON PAR PAIRE DES ORDONNÉES À L'ORIGINE DES COURBES STANDARD DES DIFFÉRENTS COUPLES D'AMORCES CLADE-SPECIFIQUES A-F ET UNIVERSELLES DES <i>SYMBIODINIUM</i> , RÉALISÉES SUR DES AMPLICONS 28S	86
TABLEAU 9 : VARIATIONS BIMENSUELLES DES PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX ANALYSÉS SUR LES 4 RECIFS FRANGEANTS CHOISIS POUR LE SUIVI SPATIO-TEMPOREL AUTOUR DE MOOREA ENTRE FÉVRIER 2011 ET AOÛT 2012	97
TABLEAU 10 : RÉSULTATS DE TESTS PRÉLIMINAIRES SUR LES CLADES ASSOCIÉS À DES ESPÈCES CORALLIENNES D'INTÉRÊT POUR LE SUIVI. DÉTERMINATION DES CLADES PAR QPCR.....	110
TABLEAU 11 : SYNTHÈSE DES CARACTÉRISTIQUES OBSERVÉES CHEZ LES DIFFÉRENTES ESPÈCES CORALLIENNES DU SUIVI, <i>A. CYTHEREA</i> , <i>P.</i> <i>DAMICORNIS</i> ET <i>P. RUS</i> , DÉCRITES PAR LES PROFILS DE CLADES, LES INTERACTIONS ENTRE LEURS CLADES, LEUR CLADE FIDÈLE ET DOMINANT, ET LEUR TRAITS PARTICULIERS SELON LES SITES.	132
TABLEAU 12 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES D' <i>A. CYTHEREA</i> SUIVIES À 'V1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE JUIN 2011 À AOÛT 2012	135
TABLEAU 13 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES D' <i>A. CYTHEREA</i> SUIVIES À 'V3', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE JUIN 2011 À AOÛT 2012	137
TABLEAU 14 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES D' <i>A. CYTHEREA</i> SUIVIES À 'L1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE JUIN 2011 À AOÛT 2012	140
TABLEAU 15 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. DAMICORNIS</i> SUIVIES À 'V1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE FÉVRIER 2011 À AOÛT 2012.....	143
TABLEAU 16 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. DAMICORNIS</i> SUIVIES À 'V3', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE FÉVRIER 2011 À AOÛT 2012.....	145
TABLEAU 17 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. DAMICORNIS</i> SUIVIES À 'L1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE FÉVRIER 2011 À AOÛT 2012.....	149
TABLEAU 18 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. DAMICORNIS</i> SUIVIES À 'MA', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO- TEMPOREL DE FÉVRIER 2011 À AOÛT 2012.....	152
TABLEAU 19 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. RUS</i> SUIVIES À 'V1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE OCTOBRE 2011 À AOÛT 2012.....	155
TABLEAU 20 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. RUS</i> SUIVIES À 'V1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE OCTOBRE 2011 À AOÛT 2012.....	158
TABLEAU 21 : TABLEAU SYNTHÉTIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFÉRENTES COLONIES DE <i>P. RUS</i> SUIVIES À 'L1', AUX DIFFÉRENTES PÉRIODES DU SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE OCTOBRE 2011 À AOÛT 2012.....	161

TABLEAU 22 : TABLEAU SYNTHETIQUE DES DELTAS OBTENUS POUR CHACUNE DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DES CLADES DE <i>SYMBIODINIUM</i> DES DIFFERENTES COLONIES DE <i>P. RUS</i> SUIVIES A 'MA', AUX DIFFERENTES PERIODES DU SUIVI SPATIO-TEMPOREL DE OCTOBRE 2011 A AOUT 2012.....	163
TABLEAU 23 : PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES DE L'EAU DE MER ENREGISTRES OU ESTIMES PAR SERIE D'EXPERIENCE.	177
TABLEAU 24 : RESULTATS D'ANOVA POUR LA VARIABILITE DES FLUORESCENCES DE BASES (F0) DES DIFFERENTES ESPECES DE CORAUX A T1, SELON 3 FACTEURS FIXES : LA SERIE D'EXPERIENCE (SERIE), LA PERIODE DE LA JOURNEE JOUR/NUIT (ECLAIREMENT) ET LES COLONIES MERES (COLONIE).....	179
TABLEAU 25 : VALEURS MOYENNES DES FLUORESCENCES DE BASE (F0, JOUR ET NUIT CUMULE), DES PERFORMANCES PHOTOSYNTHETIQUES DE NUIT (Fv/Fm) ET DE JOUR (Fv'/Fm') DES DIFFERENTES COLONIES MERES DES QUATRE ESPECES DE CORAUX A T1.	180
TABLEAU 26 : RESULTATS D'ANOVA POUR LA VARIABILITE DES PERFORMANCES PHOTOSYNTHETIQUES DE NUIT (Fv/Fm) ET DE JOUR (Fv'/Fm') DES DIFFERENTES ESPECES DE CORAUX A T1, SELON 3 FACTEURS FIXES : LA SERIE D'EXPERIENCE (SERIE), LA PERIODE DE LA JOURNEE JOUR/NUIT (ECLAIREMENT) ET LES COLONIES MERES (COLONIE).....	182
TABLEAU 27 : VALEURS DES DELTAS MOYENS DES RAPPORTS Fv/Fm OBTENUS DE NUIT ET Fv'/Fm' DE JOUR, CALCULES PAR LA DIFFERENCE ENTRE LES PERIODES T2 ET T1, AUX DIFFERENTES SERIES D'EXPERIENCES ET SELON LES CONDITIONS DE PCO ₂ ...	195

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté d'évaluer et de participer à l'aboutissement de cette thèse. Merci donc au Pr Denis Allemand, au Dr Neil Davies, au Dr Cécile Fauvelot, au Pr Paola Furla et au Pr Carmela Lopez.

Dans un second temps je tiens également à remercier mes directeurs et encadrant scientifique de thèse, le Dr Serge Planes, le Dr Gaël Lecellier et le Dr Véronique Berteaux-Lecellier. Je serai toujours reconnaissante à Serge Planes, Directeur du CRIOBE, d'avoir contribué et permis la réalisation de cette thèse, ainsi que pour sa disponibilité et sa sympathie. Merci à Gaël qui m'a toujours accordé de son temps précieux, et qui a sut faire preuve d'une grande patience... notamment en terme de pédagogie stat! Un merci tout particulier à Véronique qui m'a pris sous son aile scientifique dès le début et qui a due me supporter au quotidien... je suis consciente que cela n'a pas dû être toujours une petite masse, je ne m'étalerai pas sur l'ampleur de la liste !! Merci à vous deux pour votre gentillesse, votre soutien, votre confiance accordée et vos conseils avisés, j'aurai beaucoup appris durant ces dernières années.

Merci également à Denis Saulnier, Yannick Gueguen et Julie Fievet d'IFREMER pour leur disponibilité et leur gentillesse et l'apprentissage qPCR, lors de mes séjours à la presqu'île.

Je poursuivrai ces remerciements avec les dirigeants de la pension Linareva. Merci pour leur gentillesse et leur contribution à un terrain plus facile... merci pour les kayaks, et votre site paradisiaque. Merci aussi à Tipu pour la petite place sur le parking et les petits bavardages entre chaque entrées et sorties d'eau !

Je tiens également à remercier Julie et Pauline, ma famille de substitution polynésienne. Merci les filles d'avoir toujours été là pour les bons... et les moins bons moments... j'avoue parfois ! Pas le lieu pour s'étaler mais je vous dois beaucoup ! on est une équipe ! Une pensée pour Patou et Laëtitia, également bien présentes et importantes dans ce chapitre de vie. Désolé Hédouin d'avoir un répertoire gastronomique si peu varié et ravie de t'avoir initié à la colloc, j'espère que le traumatisme ne sera pas irréversible ! Merci à toi d'avoir pris soin de moi... pas facile pour une fille unique !!! Patou, un plaisir de t'avoir rencontré et d'avoir partagé soirées et paillasses avec toi, merci à toi aussi de m'avoir aiguillé à certaines étapes de labo !!! Merci les filles !

Un grand merci également à toute la bande CRIOBE... à qui je dois aussi beaucoup. Pascalou pour ta gentillesse, ta connerie et ta disponibilité... sans limite ! Benoît pour avoir pris du temps pour l'initiation labo. Francky pour ta bonne humeur, Elina pour ta chaleuosité, Yannick pour ton art de divertir, Gillou pour ta gentillesse et ton amitié, Pierre voisin de bureau toujours de bons conseils et de bonne compagnie pour distraire l'atmosphère... ce qui amène forcément à Suzie arrivée depuis peu !

Merci également à René pour son sens de l'animation innée lors des réunions, pour ses dons d'orchidées et sa sympathie. Je n'oublie pas David, collègue de goûter petit prince et de craquage... dire qu'on a été séparé !! Merci à Françoise pour sa gentillesse, sa sagesse et ses bras réconfortants !

Pour tous les autres remerciements qui devraient être faits, étant donné cette longue étape de vie riche en émotions, je m'arrêterais à un merci général pour tous ceux qui ont participé d'une quelconque manière à m'en faire arriver là et qui ont du me supporter ces quelques années... vous vous reconnaitrez sûrement ! Une liste bien loin d'être au complet... mais je pense à ma ptite Nie (Mélanie), Jojo le Putois, Bacca, Alexia, Cécile, Les Belges ... Ophélie et Laëtitia et Le Belge Martin, Jean Gadenne, Baptiste Bonhomme, Marine Briand, Cricri, Matthieu leray, Sarah Lemer, Erwan Trottinou, Pierrot, Momo les bons tuyaux, Marguerite, Nanuk la Poisse avec qui une sortie terrain devient de suite exclusive !, MarinePreuvost, Kévin en passant bravo pour le congelo !, La Galette (Christophe), La Bobine (Benjamin), La Geuse Julie, Le Gueux Benoît par force des choses... Elodie et Fabien, JB, William le roi de la comédie, Thomas Ferjoux mon poto, et Alex le petit poulain de la fin ! Faut pas que j'oublie les collègues PU pour leur aide en tout genre (terrain, labo, cuisine, etc.), et leur sympathie et leur discussion non centrée scientifique... ça fait du bien parfois !!!!

Spécial dédicace également à Elise toujours là pour changer les idées et instaurer la connerie, de paire avec le capitaine Fabien le ptit comique, également la team IFREMER... Carole, Béné, John, Vaihiti, Adrien... bref un paquet de gens ! Je tiens également à dire merci à ceux qui ont dut me supporter lors de mon exil IRDien... Vaimiti merci pour tout, et Félix félicitations t'a pas craqué... j'suis pourtant pénible je sais !!! Merci aussi aux collègues éphémères Steeve et Nate... sympa ces nuits de PAM « signal low » !!

J'ai juste une dernière pensée pour ma famille, incontournable étant donné les sacrifices qu'ils ont du faire, comme venir me voir de l'autre côté du globe...et le soutien permanent qu'ils m'ont toujours apporté. Promis je pense et j'essaie de me formater aux crabes étrilles, habitants de la Manche !... mais je suis pas encore prête !! Merci les Rouzés... je vous doit tout c'est simple !

Table des abréviations et des descripteurs

ANOVA : analyse de variance, de l'anglais « analysis of variance »

ACP : Analyse en composantes principales

AFP : Analyse factorielle principale

PDAM : Pocillopora damicornis

APUL : Acropora pulchra

PCAC : Pavona cactus

ACYT : Acropora cytherea

PRUS : Porites rus

V1 : site de suivi de Vaiare 1

V3 : site de suivi de Vaiare 3

Ma : site de suivi de Maharepa

Li : site de suivi de Linareva

AAM : acides aminés de type mycosporines

PSII : photosystème II

FP : pigments fluorescents

CaCO₃ : Carbonate de calcium

pCO₂ : pression partielle de dioxyde de carbone

HCO₃⁻ : bicarbonates

ROS : espèces réactives de l'oxygène, de l'anglais « Reactive Oxygen Species »

OA : acidification des océans, de l'anglais « Ocean acidification »

RRP : récepteurs de reconnaissances, de l'anglais « Receptor Recognition Pattern »

e.g. : du latin « *exempli gratia* », par exemple

et al. : du latin « *et alii* », et les autres

i.e. : du latin « *id est* », c'est-à-dire

Chapitre I INTRODUCTION GENERALE

Tandis que les océans couvrent plus des deux tiers de la planète, les récifs coralliens en représentent moins de 1% (van Oppen et Gates 2006). Pourtant, les récifs coralliens comptent parmi les plus riches écosystèmes, en terme de biodiversité, productivité, biomasse et complexité structurelle (Roberts *et al.* 2002). Ils sont essentiellement distribués dans les océans tropicaux entre 30°N et 30°S (Figure 1), où ils bordent le littoral et forment des barrières externes et des atolls (Veron et Stafford-Smith 2000). Les eaux récifales sont caractérisées par des eaux chaudes (18-35°C, avec un optimum moyen de 26 et 28°C), peu profondes (rarement au-delà de 70 m) et oligotrophes (pauvres en sels nutritifs $\text{NO}_3 < 2 \mu\text{mol.L}^{-1}$ et $\text{PO}_4 < 0.2 \mu\text{mol.L}^{-1}$; D'Elia et Wiebe 1990). Cet écosystème héberge près d'un tiers des espèces marines connues (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007), principalement dans une région située au centre de l'Indo-Pacifique et dénommée le « triangle de biodiversité » (Hughes *et al.* 2004). Il est estimé que seulement 10% de la biodiversité récifale, comprenant virus, bactéries et champignons est actuellement recensée (Reaka-Kulda *et al.* 1997).



Figure 1 : Distribution des récifs coralliens hermatypiques (© Von Steuben Metropolitan Science Center).

A ce jour, ces écosystèmes coralliens sont fortement menacés et subissent un déclin drastique depuis les 30 dernières années (De'ath *et al.* 2012). Le contexte actuel des récifs coralliens est la conséquence de l'augmentation en fréquence, sévérité et diversité de facteurs synergiques incluant les stress globaux, tels que le changement climatique et l'acidification des océans, ainsi que les stress locaux caractérisés par des facteurs anthropiques et naturels (Hughes *et al.* 2003) qui entraînent des événements massifs de blanchissement corallien et/ou des maladies coralliennes, pouvant mener à la mort. Les menaces sur les récifs coralliens sont

principalement: i) la sédimentation (Zann 1994 ; Wilby *et al.* 1997), ii) la pollution, incluant des substances toxiques provenant par exemple de rejets de pesticides et herbicides liés à l'agriculture ou à d'autres activités, iii) l'eutrophisation du milieu (Wilkinson 2004), iv) les déséquilibres du réseau trophique, dus notamment à la surpêche de certaines espèces cibles à intérêt commercial, pouvant engendrer une diminution du niveau trophique herbivore (Hughes *et al.* 2007), v) l'augmentation des températures maximales, vi) l'acidification des océans, vii) les fortes perturbations atmosphériques (e.g. cyclones) et marines (e.g. la houle), viii) les invasions de prédateurs corallivores tels que les étoiles de mer *Acanthaster planci* au niveau du Pacifique (Moran 1986). Aussi, tandis que les récifs ont su montrer par le passé une certaine résilience face aux perturbations naturelles (Veron 2000), l'apparition des stress anthropiques a fait évoluer les facteurs environnementaux au-dessus de leur gamme de variations naturelles (Halpern *et al.* 2007). Ainsi, on peut citer l'incidence de l'enrichissement en nutriments (lessivage des sols) sur la fréquence des phénomènes de pullulations d'*Acanthaster planci* (Brodie *et al.* 2005).

Face à ce bilan plus que préoccupant, il devient urgent de mieux comprendre les mécanismes de résistance et de résilience des récifs coralliens. Cela permettrait de pouvoir prédire le seuil de perturbations pouvant être toléré par les coraux avant que les fonctions de cet écosystème ne soient perdues et qu'il soit remplacé par un autre état stable (Nyström *et al.* 2000). Plus particulièrement, dans un contexte de changement climatique global associé aux pressions locales, il est indispensable de connaître les réponses des coraux face à ces différents stress. Ces réponses concourent à des tolérances variées selon la combinaison des effets génétiques de l'hôte (Loya *et al.* 2001) de l'histoire environnementale et notamment de ses communautés algales endosymbiotiques.

I LES CORAUX: UNE ASSOCIATION MULTI-PARTENAIRES PERFORMANTE

I.1 Les coraux

I.1.1 Classification et morphologie

La fondation structurelle des récifs coralliens tropicaux est due aux coraux durs, également appelés scléactiniaires. Une telle architecture est assurée par les polypes,

organismes métazoaires appartenant à l’embranchement des cnidaires, caractérisés par un corps de symétrie radiaire simple, composé de deux feuillets cellulaires (diploblastique, Figure 2). L’ectoderme, feuillet externe, est séparé de l’endoderme, feuillet interne, par une mésoglée qui comprend un système nerveux. L’endoderme délimite une cavité digestive, qui communique avec l’extérieur par un orifice, servant à la fois de bouche et d’anus. Cette ouverture est entourée d’une couronne de tentacules, composées de cellules urticantes (cnidocytes) utiles pour la défense ou la capture de proies dans le milieu environnant.

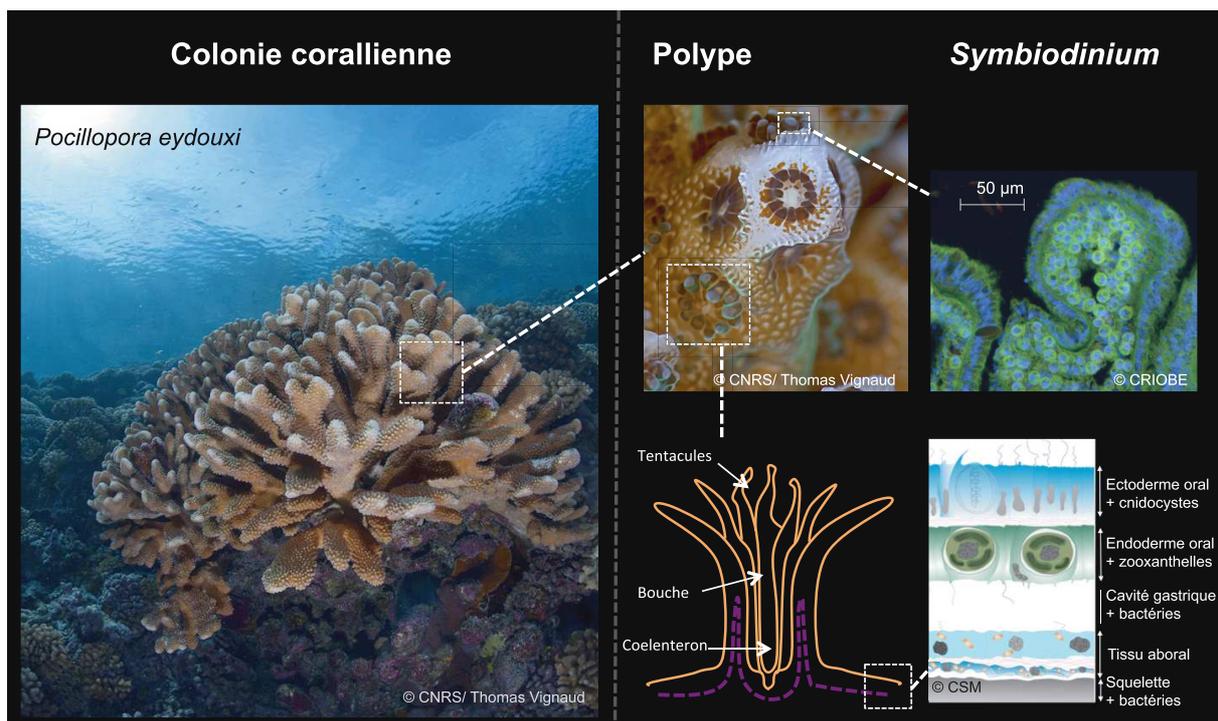
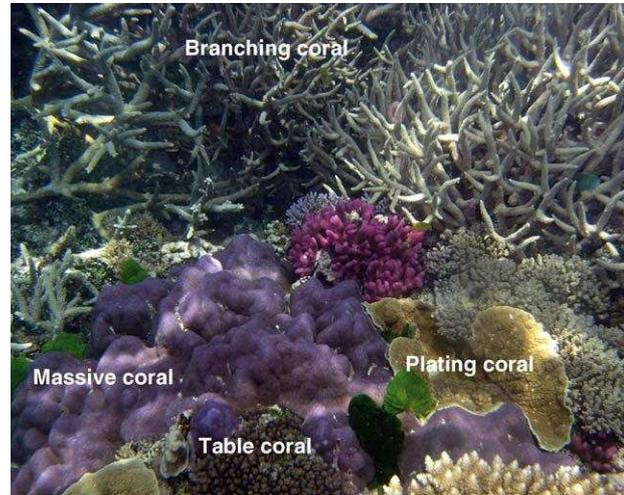


Figure 2 : Association multipartenaire des coraux. Symbiose entre le polype et les algues photosynthétiques du genre *Symbiodinium*. Vue schématique du polype et du tissu coenosarcal. Schéma de coupe modifié du Centre scientifique de Monaco. (centrescientifique.mc/fr/BiologieMarine/CorailTropical/AnatomieScleractiniaires.aspx)

Plus précisément dans la taxonomie, les coraux appartiennent à la classe des anthozoaires, caractérisée par l’absence de la phase « méduse » durant leur cycle de vie en faveur d’un mode de vie sessile, et à la sous-classe des hexacoralliaires à symétrie multiple de six. La particularité des scléactiniaires repose sur leur capacité à synthétiser un squelette externe en carbonate de calcium (CaCO_3) sous forme d’aragonite. La plupart des coraux (~60%) sont des organismes coloniaux modulaires, chaque module ou polype pouvant être répliqué une centaine voire plusieurs millions de fois (Cairns 1999 ; Veron et Stafford-Smith 2000). Ces polypes sont reliés les uns aux autres par l’exosquelette en carbonate de calcium et par une

couche tissulaire horizontale appelée coenosarque (Mullen *et al.* 2004). Ils sont donc interdépendants et génétiquement identiques (Baird *et al.* 2009).

Les coraux présentent des morphologies très distinctes (Figure 3), pouvant être de formes massives (e.g. *Porites*), foliacées (e.g. *Pavona*), encroûtantes (e.g. *Montipora*) ou branchues (e.g. *Acropora*, *Pocillopora*). Selon ces différentes morphologies, des tolérances distinctes aux conditions environnementales peuvent être observées (Baker *et al.* 2004 ; van Woesik *et al.* 2011). Les coraux de formes massives (e.g. *Porites*) regroupent les espèces considérées comme les plus résistantes, car avec un taux de mortalité et/ou de blanchissement nettement plus faible après exposition à des perturbations environnementales (e.g. élévation de température des eaux de surfaces ou de la pCO₂ ; Fabricius *et al.* 2011 ; Penin *et al.* 2012), en comparaison aux coraux de formes branchues, souvent associés à des espèces décrites comme sensibles (e.g. *Acropora*, *Pocillopora*). Par ailleurs, une plasticité morphologique peut être observée, pour une seule et même espèce corallienne définie. Elle découle de conditions environnementales variées (Todd 2008), telles que l'hydrodynamisme (Sebens *et al.* 1997) ou l'éclairement (Padilla-Gamino *et al.* 2012a), impliquant la notion d'écomorphes et/ou de morphotypes distincts (Veron et Pichon 1976).



TRENDS in Ecology & Evolution

Figure 3 : Principaux types de morphologies de colonies retrouvées chez les coraux Scléactiniaires. © Ainsworth *et al.* 2010.

1.1.2 La biologie du corail

La maintenance des récifs coralliens repose principalement sur le mode de reproduction des coraux. Les coraux scléactiniaires se reproduisent selon deux modes. Les

colonies sont généralement hermaphrodites (~75%), et abritent des polypes simultanément mâles et femelles, alors que d'autres peuvent être gonochoriques et donc associées à des polypes de sexe unique durant toute leur vie (Harrison et Wallace 1990), ce mode étant évalué comme un caractère primitif (Harrison 1990). Selon les espèces coralliennes, la fécondation des gamètes aura lieu soit dans le milieu environnant après émission (*i.e.* 'broadcast spawner'), soit à l'intérieur de la colonie corallienne (*i.e.* 'brooding'), les deux cas menant au développement d'une larve planula ciliée qui sera à l'état libre durant plusieurs jours avant de venir se fixer au substrat (Baird *et al.* 2009). Après cette phase de recrutement, les taux de croissance vont varier en fonction des espèces et des conditions environnementales. Les coraux branchus tels que les *Acropora* et les *Pocillopora* sont connus pour leur croissance plus rapide que celle des coraux de forme massive, tels que les *Porites* (Guest *et al.* 2012). Egalement dépendantes de la morphologie, des différences de propriétés à la fois physiologiques et structurales ont été observées au niveau du squelette (e.g. porosité, composition en calcite ; Bucher *et al.* 1998) et des tissus coralliens (Yolst *et al.* 2013). Les coraux branchus sont la plupart du temps caractérisés par des ressources limitées (Loya *et al.* 2001) avec une forte activité métabolique (Gates et Edmunds 1999) et constitués d'un squelette non perforant, sur lequel les tissus coralliens vont rester à la surface (Yolst *et al.* 2013). A l'inverse, les coraux massifs, foliacés ou aplatis sont généralement composés d'un squelette perforant avec une intégration des tissus en profondeur (Yolst *et al.* 2013), suggéré comme un avantage par exemple dans la survie (Jokiel *et al.* 1993) ou encore pour la calcification (Gladfelter 1983).

Comme tout organisme vivant, le métabolisme des coraux nécessite des apports énergétiques. Pour cela, ils possèdent deux modes de nutrition, l'autotrophie et l'hétérotrophie (*i.e.* mixotrophie). La contribution de l'hétérotrophie chez les coraux est possible par la capture, grâce aux cnidocytes et au mucus produit par l'épiderme (Figure 2), de plancton allant de la fraction pico- à meso- (Abrego *et al.* 2008 ; Houlbrèque et Ferrier-Pagès 2009). Une autre possibilité d'acquisition de composés organiques ou inorganiques (*i.e.* carbone inorganique exogène ; Allemand *et al.* 1998) sous forme dissoute est possible par voie trans-tégumentaire (Houlbrèque et Ferrier-Pagès 2009). Néanmoins, l'autotrophie, qui repose sur l'assimilation du carbone *via* l'association symbiotique des coraux avec des algues photosynthétiques unicellulaires, reste chez les coraux la voie d'apport énergétique la plus utilisée et la plus performante en condition normale.

De plus, malgré quelques spécificités métaboliques et activités dépendantes de la morphologie de l'espèce ou encore de la colonie corallienne citées précédemment, les coraux présentent des mécanismes communs, notamment au niveau de la biosynthèse de pigments et de la défense immunitaire. La renommée des coraux tient essentiellement à leurs couleurs vives (Dove *et al.* 2001 ; Bandaranayake 2006), dues à la présence de pigments accumulés dans leurs chromatophores ou cellules pigmentaires. Ces pigments peuvent avoir une fonction de stimuli visuels en prévention des prédateurs, de moyen de communication entre conspécifiques (Protas et Patel 2008), de protection directe contre les radiations solaires ou encore de résistance immunitaire (Roulin 2004). Les pigments des invertébrés incluent des petites molécules telles que les caroténoïdes (Cornet *et al.* 2007), des polymères insolubles tels que la mélanine (Meredith *et al.* 2006) ou des protéines comme celles impliquées dans la bioluminescence et la fluorescence (Matz *et al.* 1999). Les protéines de fluorescence (PF) possèdent la faculté de convertir la lumière de faible longueur d'onde en lumière de plus forte longueur d'onde, ayant ainsi un rôle de photo-protection (Salih et al. 1998), d'anti-oxydant (*i.e.* élimination des ions H₂O₂) et de source lumineuse exploitable par le système photosynthétique (Catala 1959). En complément de la prévention de la formation d'espèces réactives de l'oxygène (ROS) pouvant être à l'origine d'un stress oxydatif, les coraux produisent également des protéines de choc thermique (Baird *et al.* 2009) ou encore des protéines avec des activités anti-oxydantes (e.g. SOD, catalase ; Lesser 2006).

Concernant leur système immunitaire inné, il présente la particularité d'avoir un mécanisme s'apparentant à celui des métazoaires en permettant d'identifier les organismes étrangers par le biais de récepteurs de reconnaissance de motifs moléculaires (e.g. protéines lectines ; Vidal-Dupiol *et al.* 2009), qui vont pouvoir reconnaître les motifs moléculaires des entités étrangères (e.g. groupement carbohydrates de surface des pathogènes) et les lier à des structures de surfaces externes (Janeway et Medzhitov 2002). Ces événements de liaison sont à l'origine d'une cascade induisant une réponse immunitaire telle que l'agglutination des cellules invalides et l'opsonisation (processus biochimique recouvrant la membrane d'une cellule cible) pour en favoriser la phagocytose (Madan *et al.* 1997 ; Janeway et Medzhitov 2002). Un autre moyen de lutter contre l'invasion des pathogènes provient de la sécrétion permanente de mucus riche en polysaccharides acides par des cellules spécialisées (*i.e.* mucocytes) situées dans l'ectoderme oral (Mullen *et al.* 2004). Ce mucus, sert à la fois de réservoir, de piège et de barrière physique avant l'accès aux tissus coralliens (Mullen *et al.* 2004; Bosch 2008).

I.1.3 Réseau d'associations mutualistes/symbiotiques

L'importance des associations mutualistes pour la fonction des organismes (e.g. survie, reproduction) et de l'écosystème est hautement reconnue (Kiers *et al.* 2010). Pour les écosystèmes coralliens, la structure et le fonctionnement reposent sur un réseau complexe d'associations mutualistes, dépendant directement des coraux scléactiniaires (Bruno *et al.* 2003 ; Hay *et al.* 2004). De plus, les coraux forment eux-mêmes un système symbiotique multi-partenaires, car ils vivent dans un équilibre dynamique avec une communauté microbienne mutualiste, incluant bactéries, virus, champignons, microalgues endolithes, en addition avec des zooxanthelles (algues endosymbiotiques ; Figure 2), l'ensemble étant qualifié d'« holobionte » (Rohwer *et al.* 2001 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; Rosenberg *et al.* 2007 ; Olson *et al.* 2009). Cette biodiversité occupe une variété de niches écologiques à l'intérieur des tissus coralliens ou du squelette ou encore du mucus corallien (Ainsworth *et al.* 2010; Bourne et Munn 2005). Ainsi, chacun des partenaires de cet assemblage va interagir avec le corail hôte, à une plus ou moins grande échelle relationnelle et contribuer positivement ou négativement à sa survie et à son état de santé (Rohwer *et al.* 2001 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; Rosenberg *et al.* 2007).

Parmi ces partenaires, la symbiose avec les *Symbiodinium* (Figure 2) revêt un caractère particulier car elle est responsable de la construction et de la productivité des récifs coralliens. En effet, les *Symbiodinium*, qui sont des organismes primaires, peuvent transférer jusqu'à 95% des produits carbonés issus de la photosynthèse à l'hôte (Muscatine 1990), lui procurant ainsi des avantages métaboliques dans les eaux oligotrophes, incluant ses capacités de calcification (Hoegh-Guldberg 2004). Elles participent également à la couleur qu'arbore les coraux en produisant des substrats pigmentaires tels que la chlorophylle *a* ou des caroténoïdes qui sont ensuite métabolisés par l'hôte (Douglas 2003 ; Weis *et al.* 2008). En contre partie, le corail procure aux zooxanthelles un environnement favorable, protégé de la prédation et des rayonnements ultra-violets (UV) (Matz *et al.* 2006 ; Venn *et al.* 2008 ; Yellowlees *et al.* 2008) et un enrichissement en CO₂ et en nutriments (Muscatine et Porter 1977 ; Muller-Parker et D'Elia 1997).

Les autres microorganismes du type bactéries ou virus présents dans le mucus, le squelette ou dans les tissus de l'hôte corallien, lui confèrent également, en condition normale, des bénéfices, par le biais de nombreux mécanismes incluant la fixation de l'azote (Lesser *et al.* 2004), l'approvisionnement et le recyclage des nutriments (Beman *et al.* 2007 ; Olson *et al.*

2009) et la défense contre les infections de bactéries pathogènes, à l'origine de l'hypothèse probiotique (Rosenberg *et al.* 2007).

A ce jour, les *Symbiodinium*, en raison de leur rôle dans la santé de l'hôte corallien, sont ses partenaires endosymbiotiques les plus étudiés notamment dans leur contribution à la résistance des coraux face à divers stress environnementaux, dépendante de leur identité génétique (Stat et Gates 2011).

1.2 Les *Symbiodinium*

*1.2.1 Diversité, phylogénie et systématique des *Symbiodinium**

Les *Symbiodinium* sont les dinoflagellés les plus couramment retrouvés associés en symbiose avec les invertébrés marins, incluant cnidaires, plathelminthes, mollusques, porifères et foraminifères (Trench 1979 ; Pawlowski *et al.* 2001 ; Gordon et Leggat 2010).

Chez les coraux, les zooxanthelles ont longtemps été considérées comme appartenant à une seule espèce cosmopolite, *Symbiodinium microadriaticum* (Freudenthal 1962 ; Taylor 1974), en raison de leurs caractéristiques morphologiques similaires. En association avec les coraux, les *Symbiodinium* mesurent entre 5 et 15 μm (Stat *et al.* 2006) sous forme de cellules brunes coccoïdes. L'arrivée de la génétique moléculaire a permis de révéler l'importante diversité du genre *Symbiodinium* (e.g. Rowan et Powers 1991), nettement supérieure aux dinoflagellés non symbiotiques. L'étude de la diversité de ce genre est donc basée sur la comparaison de séquences de différentes parties du génome, telles que le gène nucléaire codant notamment la petite sous-unité 18S (Rowan et Powers 1992 ; Darius *et al.* 2000 ; Brown *et al.* 2002) et la grande sous-unité 28S (Wilcox 1998 ; Baker 1999 ; Loh *et al.* 2001 ; Pawlowski *et al.* 2001 ; Pochon *et al.* 2001 ; Savage *et al.* 2002a ; Toller 2001b ; van Oppen *et al.* 2001) de l'ARN ribosomal, ou les séquences inter-géniques transcrites ITS1 et ITS2 de ce même gène (LaJeunesse 2001 ; Pochon *et al.* 2001 ; Savage *et al.* 2002), ou bien encore le gène du grand ARN ribosomal chloroplastique (cp23S-ADNr ; Pochon *et al.* 2004 ; Rowan 2004 ; Pochon et Gates 2010). Les gènes codant les ARN ribosomaux sont sub-divisés en domaines, définis selon leur similarité de séquences lors de comparaison de différents génomes. Les séquences de ces domaines peuvent être plus ou moins conservées, reflétant

différents niveaux de pression de sélection pour chacun d'eux, dus à des contraintes de structures secondaires, tertiaires et quaternaires distinctes de ces régions dans les produits géniques (Gerbi 1986 ; Hillis et Dixon 1991 ; Muse 1995). Ainsi, les différentes régions de l'ADNr peuvent être utilisées pour comparer la distance entre taxons proches ou distants, selon leurs taux de variation et d'évolution depuis leur apparition.

Ainsi, la nomenclature phylogénétique, basée sur l'ADNr permet à ce jour de distinguer 9 clades chez *Symbiodinium*, notés de A à I (**Figure 4** ; Rowan et Powers 1991 ; Baker 2003, Stat *et al.* 2006, 2008a ; Pochon et Gates 2010). Parmi eux, des sous-clades ont été identifiés (e.g. LaJeunesse 2001 ; Rodriguez-Lanetty 2003 ; van Oppen *et al.* 2005), pouvant être assimilés à des espèces (LaJeunesse *et al.* 2012), même si cela reste encore à être confirmé taxonomiquement. Les analyses phylogénétiques décrivent le clade A comme étant la lignée de *Symbiodinium* la plus ancestrale, datée à environ 50-65 Ma, les autres clades semblent diverger les uns des autres depuis l'époque de l'Éocène jusqu'à la moitié du Miocène, soit à environ 15 Ma (Pochon *et al.* 2006 ; Tchernov *et al.* 2004). De plus, le fait que des séquences ITS identiques aient été retrouvées dans des cultures souches de *Symbiodinium* originaires de différentes espèces d'hôtes collectées et de différentes localisations géographiques (Atlantique et Pacifique), suggère que certains *Symbiodinium* seraient capables de grandes dispersions et de s'associer à une large gamme de types d'hôtes (LaJeunesse 2001). Le clade C est considéré comme étant la lignée dominante chez les coraux présents dans les écosystèmes coralliens du Pacifique, et co-dominant avec le clade B chez les coraux de l'Atlantique (LaJeunesse *et al.* 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2004 a,b ; Abrego *et al.* 2009). En revanche, le clade D considéré comme relativement rare, est décrit comme étant souvent présent à moins de 10% dans les communautés endosymbiotiques, mais largement réparti en association avec les coraux (LaJeunesse 2010b). En lien avec ces observations d'abondance distinctes, le clade C présente plus d'une centaine de types de séquences de sous-clades basées sur les séquences ITS2, tandis que le clade D n'en présente qu'une dizaine (LaJeunesse *et al.* 2005 ; Pochon *et al.* 2007).

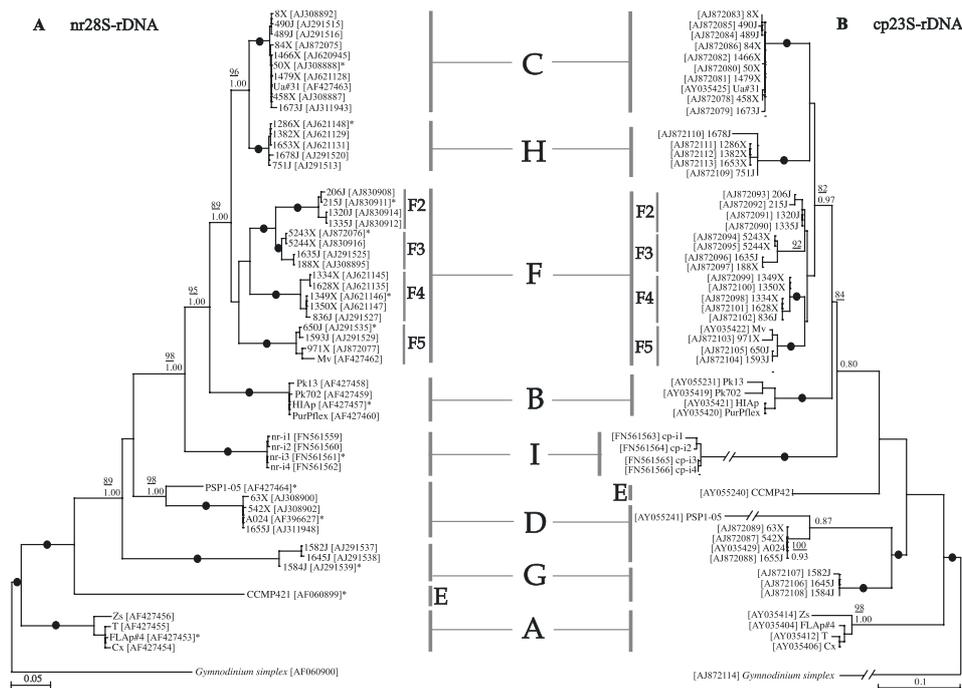


Figure 4 : Arbre phylogénétique du genre *Symbiodinium* élaboré par la méthode du maximum de vraisemblance, basé sur l'analyse a) de la région nucléaire codant la grande sous-unité ribosomale (ADNr 28S), et b) de la région codant pour le gène chloroplastique codant la grande sous-unité ribosomale (ADNr 23S). Les valeurs au niveau des nœuds indiquent les résultats de bootstrap (BP ; soulignés) de l'analyse de la méthode du maximum de vraisemblance ainsi que les probabilités bayésiennes (BiPP). Les points noirs représentent les valeurs de bootstrap de 100% et les probabilités bayésiennes de 1. Les nœuds sans valeur correspondent à des supports de BP inférieurs à 70% et de BiPP inférieurs à 0.8. Toutes les séquences sont présentées par leur numéro de référence d'accès Genbank. Modifié de Pochon et Gates 2010.

Les fossiles retrouvés permettent même d'évaluer l'apparition des premières traces de barrières coralliennes à 500 millions d'années, mais ces espèces de coraux ont aujourd'hui disparu. Les coraux que l'on retrouve actuellement trouvent leur origine au secondaire, il y a 245 Ma. Toutefois, peu d'informations sont disponibles sur l'évolution de leurs algues endosymbiotiques. Le temps de divergence entre les quatre clades A à D est estimé entre 30-65 Ma, temps durant lequel ils ont accumulé d'importantes différences fonctionnelles (Anisimova *et al.* 2001 ; Tchernov *et al.* 2004 ; Pochon *et al.* 2006). L'observation des taux de différenciation génomique indique que les clades B et C montrent le plus faible degré de divergence, le clade D un niveau de divergence intermédiaire avec ces deux derniers, tandis que le clade A montre le plus fort taux de divergence comparé à tous les autres clades (Ladner *et al.* 2012).

I.2.2 Coexistence de la symbiose corail-*Symbiodinium*

Chez les coraux durs, différentes études ont montré une association majoritaire avec les quatre clades de *Symbiodinium* appartenant aux lignées A, B, C et D (Rowan et Powers 1991 ; Rowan 1998; Pochon *et al.* 2001, 2006 ; Baker 2003 ; Coffroth et Santos 2005 ; van Oppen *et al.* 2005), et de manière beaucoup plus rare, avec les clades F et G (e.g. LaJeunesse 2001; Rodriguez-Lanetty *et al.* 2004 ; Pochon *et al.* 2006 ; Goulet 2007 ; Pettay et LaJeunesse 2007). Le clade H a tout récemment été identifié chez un morphotype du corail *Pocillopora damicornis* (Schmidt-Roach *et al.* 2012a), alors que jusqu'à présent, tout comme le clade I, il avait été exclusivement observé chez les Foraminifères (Pochon *et al.* 2006). Enfin, le clade E représente, *a priori*, en majorité des algues à l'état libre (Pochon *et al.* 2006, Pochon et Gates 2010). Des suivis biogéographiques et d'habitats des *Symbiodinium* associés aux coraux ont permis d'établir deux principaux modèles de répartition selon : i) des adaptations à l'environnement (Savage *et al.* 2002a ; Baker 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2003), comme pour les clades A, B, et F plus communs dans les hautes latitudes, tandis que le clade C est plus abondant aux latitudes tropicales, ii) le(s) processus de vicariance, notamment dû(s) à la fermeture de l'isthme américain central il y a environ 3 millions d'années, pouvant expliquer l'abondance plus importante des clades A et B (LaJeunesse *et al.* 2003 ; LaJeunesse 2005) ou encore une population d'algues et une communauté multi-symbiotes plus diverse dans les Caraïbes par rapport aux coraux de l'Indo-Pacifique (Baker 2003 ; Knowlton et Rohwer 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2003). Ainsi, les clades de zooxanthelles et les communautés multi-symbiotes ne sont pas uniformément distribués d'un point de vue géographique, inter- ou intra-espèces coralliennes, ou encore selon des profondeurs et les latitudes (Knowlton et Rohwer 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2003). Au niveau du Pacifique, les études antérieures avançaient les traits ubiquistes du clade C tandis que le clade D a plus rarement été identifié (LaJeunesse 2001 ; Baker 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2003). De plus, certains types de *Symbiodinium* observés dans des localisations particulières et/ou restreints à un taxon particulier d'hôte, sont décrits comme 'spécialistes', tandis que ceux largement distribués et pouvant s'associer à beaucoup d'hôtes sont qualifiés de 'généralistes' (Rowan 1998 ; Baker 1999 ; Toller *et al.* 2001b ; LaJeunesse 2002 ; Fabina *et al.* 2012 ; Putnam *et al.* 2012). De la même manière, certaines espèces coralliennes sont associées à un seul clade, et qualifiées de 'spécialistes', tandis que d'autres abritent avec flexibilité plus d'un type de *Symbiodinium* pour former des symbioses avec des propriétés écologiques distinctes, dites 'généralistes' (Rowan et Knowlton 1995 ; Rowan *et al.* 1997 ; Baker 2003 ; Banin *et al.* 2003 ; Fabina *et al.*

2012). Contrairement aux idées avancées d'une association chez les coraux avec une communauté de *Symbiodinium* mono-clade (e.g. Goulet 2006), le développement des techniques de biologie moléculaire beaucoup plus sensibles (*i.e.* qPCR) permet maintenant de déceler un(des) clade(s) cryptique(s) au sein d'un même hôte corallien (Ulstrup et van Oppen 2003; Correa *et al.* 2009 ; Mieog *et al.* 2007, 2009 a, b ; Yamashita *et al.* 2011 ; Silverstein *et al.* 2012). Cette observation met en avant le potentiel de flexibilité corail-*Symbiodinium*, notion nettement vérifiée depuis quelques années (Ulstrup et van Oppen 2003 ; Mieog *et al.* 2007; Berkelmans et van Oppen 2006).

I.2.3 Propriétés physiologiques des différents clades de *Symbiodinium*

L'une des particularités physiologiques des algues du genre *Symbiodinium* est l'utilisation unique de la RuBisCo de type II lors de la photosynthèse. Cette enzyme a une affinité plus faible pour le carbone inorganique que la RuBisCo de type I (Rowan *et al.* 1996 ; Tortell 2000), la laissant sous-saturée en CO₂, dans les conditions actuelles de pression partielle de dioxyde de carbone (pCO₂). Elle possède également des capacités avec les ions bicarbonates (HCO₃⁻) et se caractérisent par l'existence de mécanismes de concentration de carbone (Leggat *et al.* 1999). Néanmoins, des différences physiologiques semblent caractériser les différents types de *Symbiodinium*. En effet, dès 1983, Chang *et al.* (1983) ont mis en évidence une photo-adaptation entre des souches de *Symbiodinium* provenant d'hôtes distincts, un corail, un bénitier et une anémone, suggérant la présence de génotypes différents. Ainsi, la photo-adaptation pour le corail a été caractérisée par un changement des activités des enzymes ayant un rôle dans la fixation du CO₂ ou des systèmes de transport d'électrons (Chang *et al.* 1983). Dans une étude plus récente (Hennige *et al.* 2009), dans laquelle l'identité génétique des souches de *Symbiodinium*, clades A, B et F originaires de différents hôtes, a été identifiée, des différences significatives des capacités photosynthétiques à différentes irradiances ont été constatées entre les sous-clades mais pas entre les clades. Il a été montré par ailleurs, que selon les conditions thermiques, allant de 27°C à 31°C, les clades A, B et C présentent des modifications (augmentation/diminution) de leur taux de croissance distinctes (Kinzie *et al.* 2001), pouvant être contraires selon les souches testées au sein du clade A. Enfin, une caractéristique particulière des *Symbiodinium* appartenant au clade A est la production privilégiée d'acides aminés de type mycosporines (AAM) en réponse à une exposition aux radiations UV, non observable pour les algues appartenant aux clades B et C

(Banaszak *et al.* 2000).

Même si peu de travaux ont été effectués sur des souches de *Symbiodinium* en culture, dus à la complexité d'isoler les algues de leurs hôtes (e.g. anémone, bénitier, coraux), ils démontrent néanmoins l'existence de certaines différences physiologiques propres aux différents génotypes des *Symbiodinium*. Ces données fournissent un appui aux études écologiques beaucoup plus nombreuses, étudiant la répartition des *Symbiodinium* en fonction des conditions environnementales permettant d'établir d'éventuelles corrélations entre des types particuliers d'algues et des paramètres environnementaux donnés (voir **partie II.2**).

II SYMBIOSE CORAIL-SYMBIODINIUM

II.1 Formation et stabilité de l'association symbiotique

L'histoire de vie de l'algue implique une phase mobile (pourvue d'un flagelle) et/ou une phase végétative (Schoenberg et Trench 1980).

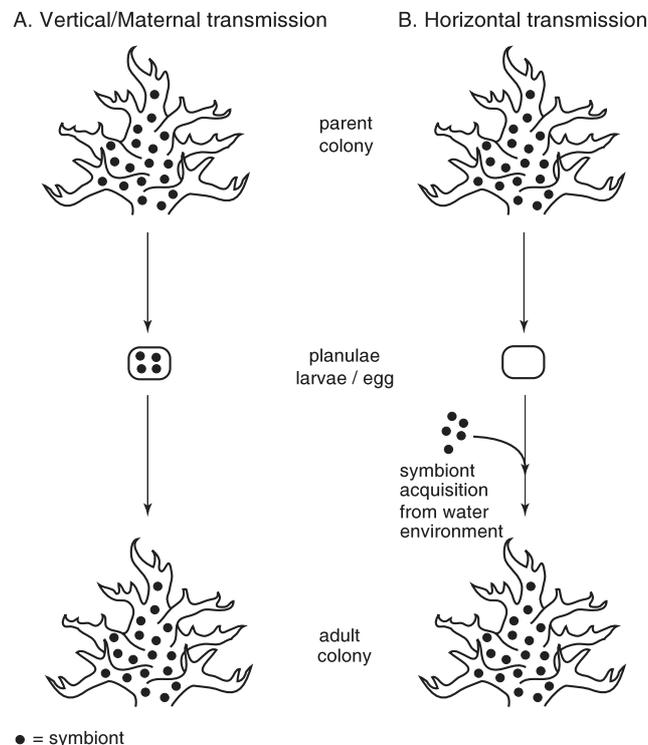


Figure 5 : Les stratégies d'acquisitions des *Symbiodinium* chez les coraux par transmission: a) verticale ou maternelle, ou b) horizontale du milieu environnant d'après Stat *et al.* 2006

La transmission des symbiotes entre génération chez les coraux, peut s'effectuer selon deux types (**Figure 5**), soit par acquisition *via* le milieu environnemental (transfert horizontal) soit par transmission maternelle (transfert vertical). La transmission verticale serait favorable à l'augmentation de la fidélité symbiotique due à un couplage du corail avec des *Symbiodinium* plus spécialisés et mutualistes, augmentant le potentiel de coévolution favorable au *fitness* de l'holobionte (Douglas 1998, 2010). Mais la plupart des espèces coralliennes émettent des œufs asymbiotiques qui sont ensuite fertilisés dans la colonne d'eau et qui devront ensuite acquérir des *Symbiodinium* au stade larve planula et/ou une fois métamorphosée en polype primaire (van Oppen 2001 ; Hirose *et al.* 2008).

Dans le cas d'une acquisition des symbiotes par transfert horizontal, l'hôte utilise des 'attractifs' chimio-sensoriels comme leurre pour attirer les zooxanthelles vivantes à l'état libre, à proximité de leur bouche, puis dans la cavité gastrique, où elles se feront ingérer par les cellules endodermiques limitrophes (Figure 6 ; Fitt et Trench 1983 ; Pasternak *et al.* 2006). Ce procédé de capture serait initialement non-sélectif envers les types de zooxanthelles (*i.e.* clades et sous-clades ; Coffroth *et al.* 2001 ; Little *et al.* 2004 ; Gomez-Cabrera *et al.* 2008), puis impliquerait progressivement un processus de sélection spécifique de certains types de *Symbiodinium* pour une symbiose stable à long terme (Dunn et Weis 2009). L'établissement de la symbiose s'établit en premier lieu par une phase de reconnaissance de la part des deux organismes. Les mécanismes de reconnaissance semblent impliquer des récepteurs de reconnaissance ou « Pattern Recognition Receptors (PPR) », tels que les lectines (protéines de liaison des sucres ; Muller *et al.* 1981 ; Hirsch 1999 ; Bulgheresi *et al.* 2006), capables de reconnaître et de se lier à des glyco-composés spécifiques conservés de la paroi des symbiotes (glucides, protéines, lipides; Kilpatrick 2002). Ces protéines ont déjà été identifiées chez différents coraux, comme *Acropora millepora* (Kvennefors *et al.* 2008), *Montastrea faveolata* (Hayes *et al.* 2010) et *P. damicornis* (Vidal-Dupiol *et al.* 2009). Dans les associations cnidaires-*Symbiodinium*, les algues photosynthétiques sont ensuite hébergées dans les vacuoles de l'hôte (symbiosomes) à l'intérieur des cellules gastrodermiques (Fitt et Trench 1983 ; Wakefield et Kempf 2001 ; Yellowlees *et al.* 2008). Les études récentes en transcriptomique mettent en avant l'absence de déclenchement du système de reconnaissance/rejet de l'hôte en cas d'acquisition avec des *Symbiodinium* « compatibles » (génotype particulier), tandis que les symbiotes « incompatibles » engendrent, après inoculation, une forte modification du transcriptome de l'hôte (Voolstra *et al.* 2009).

A terme, lorsque l'association est effectuée celle-ci doit rester stable et doit donc être

maintenue avec un système immunitaire de l'hôte fonctionnel (voir **partie I.2.1**), avec le maintien du potentiel de défense contre les micro-organismes potentiellement pathogènes provenant de l'environnement (Reynolds *et al.* 2000). La régulation de la densité de population des algues est maintenue avec plusieurs mécanismes déclenchés par l'hôte, tels qu'une limitation en apports nutritifs, la digestion des algues, l'expulsion directe des algues excédentaires ou encore par une régulation de leur division cellulaire. Les coraux en bonne santé abritent en moyenne des millions de *Symbiodinium* par centimètre carré de tissus, et en relarguent quotidiennement, à l'échelle de la colonie, des milliers voire des millions (Titlyanov *et al.* 1996 ; Stimson *et al.* 2002).

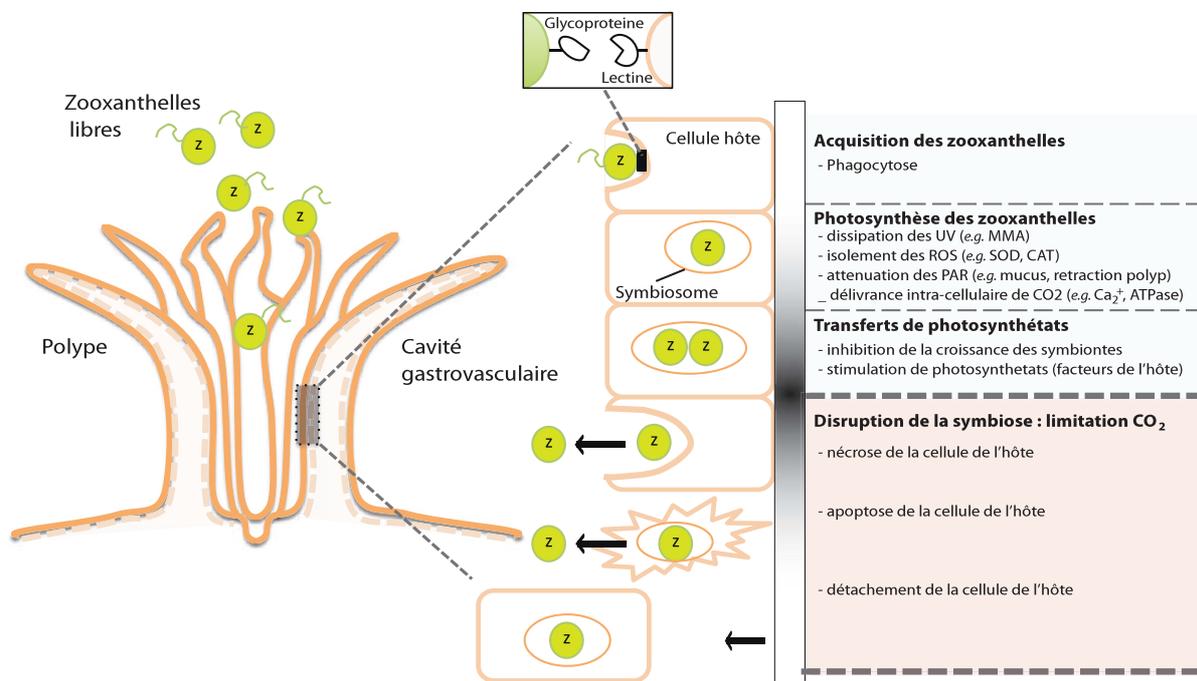


Figure 6 : Modèle de contrôle cellulaire de l'hôte pour la formation, le maintien et la disruption de la symbiose avec les zooxanthelles. Modifié d'après Wooldridge *et al.* (2010) et Fransolet *et al.* (2012)

Enfin, la nature des associations corail-algue peut évoluer par des changements de populations de *Symbiodinium* apparaissant durant l'ontogénie du corail, suivis d'une sélection de symbiotes particuliers au stade adulte (Belda-Baillie *et al.* 1999 ; Coffroth *et al.* 2001 ; Goulet et Coffroth 2003b ; Little *et al.* 2004), et/ou en réponse à des changements environnementaux (Berkelmans et van Oppen 2006 ; Thornhill *et al.* 2010).

II.2 Associations privilégiées face aux conditions environnementales

Les répartitions écologiques et bio-géographiques des *Symbiodinium* associés aux coraux permettent aujourd'hui de mettre en avant l'hypothèse de propriétés physiologiques distinctes entre les différents clades de *Symbiodinium* (e.g. Knowlton et Rohwer 2003). En effet, la distribution des clades et des sous-clades de *Symbiodinium* a été corrélée avec différentes conditions environnementales, souvent en lien avec la température et la lumière (Rowan *et al.* 1997 ; Glynn *et al.* 2001 ; Baker 2003 ; Rowan 2004 ; Berkelmans et van Oppen 2006 ; Abrego *et al.* 2008 ; Sampayo *et al.* 2008 ; Jones *et al.* 2008 ; Thornhill *et al.* 2008), ou encore avec la qualité des eaux (LaJeunesse *et al.* 2004 ; LaJeunesse *et al.* 2010 ; Fabricius *et al.* 2004 ; Bongaerts *et al.* 2010 ; Garren *et al.* 2006), suggérant des tolérances propres à chacun en réponse à des conditions environnementales et/ou stress particuliers (e.g., Baker 2003 ; Fabricius *et al.* 2004 ; Jones *et al.* 2008). Les coraux du récif ouest Atlantique, *Montastrea annularis* et *Montastrea faveolata*, sont un très bon exemple d'hôtes abritant des communautés symbiotiques multi-spécifiques, distribuées spécifiquement au sein de la colonie sous influence de l'environnement (Rowan et Knowlton 1995 ; Rowan *et al.* 1997). Ces espèces coralliennes contiennent des algues appartenant aux clades A, B et C dans des habitats distincts ou chevauchants et selon un gradient d'irradiance. Ainsi, les *Symbiodinium* A et B sont communs dans les faibles profondeurs (0-6 m) associées à une importante irradiance, tandis que les *Symbiodinium* C se retrouvent à des profondeurs plus importantes (3-14 m), caractérisées par une faible irradiance (Rowan *et al.* 1997). De plus, chez certaines espèces de coraux, les communautés de *Symbiodinium* évoluent au cours des stades ontogéniques, notamment chez les *Acropora* (Berkelmans et van Oppen 2006 ; Mieog *et al.* 2009).

A ce jour, l'état actuel des connaissances sur les propriétés physiologiques des différents clades de *Symbiodinium* associés aux coraux laisse supposer que les clades A et D aient d'importantes retombées sur la résistance des coraux (mutualistes *vs.* opportunistes) et donc sur le devenir des récifs coralliens (Stat et Gates 2011 ; Lesser *et al.* 2013).

Le clade D est identifié comme thermo-tolérant, car il est souvent retrouvé dans des conditions de températures d'eau extrêmes (Baker 2003 ; Stat et Gates 2011), ou encore dans des colonies résistantes lors d'évènements massifs de blanchissement corallien (Glynn *et al.* 2001 ; Baker *et al.* 2004). Comparé aux autres clades, le clade D semble conférer à ses hôtes une augmentation de leur tolérance thermique comprise entre 1-1.5°C (Rowan 2004 ;

Berkelmans et van Oppen 2006 ; Jones *et al.* 2008), pouvant s'expliquer par différentes saturations lipidiques au niveau de la membrane des thylakoïdes (Tchernov *et al.* 2004). Par exemple, Gillette (2012) a montré chez *P. damicornis* que les variations de croissance entre un assemblage corail-clade D et corail-clade C n'étaient plus observables après augmentation de la température de 24 à 30°C. Ainsi, il semblerait que le clade D soit sous-optimal pour les coraux à faibles températures, tandis qu'il serait aussi bénéfique voire plus performant en cas d'élévation de température de l'eau. De même, à température normale (~28°C), il a semblé être plus avantageux pour les juvéniles d'*Acropora tenuis* d'être associés au clade C1 plutôt qu'au clade D, et cela, en raison d'une meilleure acquisition en azote. En revanche, à 30°C cette tendance est inversée et l'association de l'hôte avec le clade D est plus compétitive et avantageuse pour sa santé (Baker *et al.* 2013). Ces observations laissent également supposer une importante compétition entre les clades, notamment C et D, selon les conditions environnementales. Plus généralement, le clade D est retrouvé dans des environnements anthropisés, ce qui étend son domaine de tolérance face à divers stress environnementaux (e.g. sédimentation, eutrophisation ; van Oppen *et al.* 2001 ; van Oppen *et al.* 2005c ; Ulstrup et van Oppen 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2010c ; Cooper *et al.* 2011). Cependant, hormis le bénéfice pour l'holobionte d'abriter des symbiotes clade D afin d'acquérir une tolérance aux températures élevées, l'un des stress les plus menaçants, la nature de cette association « mutualiste » est depuis peu remise en cause pour le « fitness » de l'hôte. En effet, les symbiotes clade D sont décrits comme étant moins impliqués dans la nutrition des juvéniles des *Acropora* spp. par rapport aux symbiotes de type C1, se traduisant par une croissance moins rapide à un stade critique (*i.e.* nombres de polypes ; Little *et al.* 2004 ; Jones et Berkelmans 2010 ; Ortiz *et al.* 2013), pouvant s'expliquer par une translocation des sucres moins efficace (Cantin *et al.* 2009). Par ailleurs, certaines études contredisent cette idée de capacité thermo-tolérante pour les coraux associés à des *Symbiodinium* clade D, notamment au stade juvénile où l'exposition à un stress thermique (32°C) implique une nette diminution des capacités photosynthétiques du photosystème II, tandis que la symbiose avec le type C1 a montré une photo-protection (Takahashi *et al.* 2004 ; Abrego *et al.* 2008). Cela suggère un investissement plus important de la part de l'hôte associé au clade D dans le processus de réparation lié aux coûts métaboliques encourus lors du stress thermique, pouvant être au détriment de la croissance et de la reproduction de (Michalek-Wagner et Willis 2001 ; Baird et Marshall 2002). En conséquence, la présence du clade D après un phénomène de blanchissement corallien pourrait être simplement due à la mortalité différenciée des colonies ne bénéficiant pas de ses propriétés thermo-tolérantes ou bien alors mettrait en avant les

traits de vies « opportunistes » de ce clade qui prendrait avantage d'une nouvelle niche écologique libérée par les autres clades dans les tissus blanchis (Stat et Gates 2010 ; Berkelmans et van oppen 2006 ; Jones *et al.* 2008 ; van Oppen *et al.* 2005).

De la même manière, le rôle mutualiste du clade A est remis en cause (Stat *et al.* 2008 ; Lesser *et al.* 2013). Ce clade, peu observé au niveau du Pacifique, est connu pour ses propriétés de protection contre les radiations solaires ultraviolets grâce à la synthèse d'acides aminés de type mycosporines (AAM ; Banaszak *et al.* 2000), contribuant nettement à améliorer la photo-protection de l'holobionte contre la lumière et/ou la température (Robison et Warner 2006; Reynolds *et al.* 2008; Suggett *et al.* 2008; Ragni *et al.* 2010). Cette propriété peut justifier la distribution des symbiotes clade A à faibles profondeurs (0-3 m) et leur capacité efficace à résister au blanchissement (Rowan *et al.* 1997). Cependant, comme pour le clade D, il semble présenter des traits opportunistes car il est retrouvé dans les coraux récupérant d'un événement de blanchissement corallien (LaJeunesse *et al.* 2005 ; Stat *et al.* 2008). Il est caractérisé par un faible taux de fixation de carbone lié à un faible relargage de ses produits carbonatés destinés à l'hôte, en comparaison au clade C (Stat *et al.* 2008). Finalement, les coraux associés au clade A, plutôt qu'au clade C, ont montré une incidence à être malade (Stat *et al.* 2008). Toutes ces observations laissent penser que pour cette lignée de *Symbiodinium* A, la plus ancestrale, il n'y ait pas réellement de notion d'association à bénéfices mutuels, les symbiotes n'attribuant que peu d'énergie pour le « *fitness* » de leur hôte (Stat *et al.* 2008; Mieog *et al.* 2009b). Par ailleurs, à la différence du clade D, peu d'avantages ont été mis en avant jusqu'à ce jour pour les coraux associés au clade A, et cela même en condition de stress.

Quoiqu'il en soit, l'existence de réponses d'acclimations réactives face à un changement environnemental (e.g. élévation des températures d'eau de surface), *via* un changement de communautés de *Symbiodinium*, impliquent un contrôle et un maintien spécifique de la symbiose par l'hôte.

II.3 Perturbation de la symbiose corail-*Symbiodinium*

Malgré l'efficacité et les nombreux avantages de la symbiose corail-*Symbiodinium*, celle-ci reste très fragile face à de nombreux stress environnementaux tant d'origine globales que locales. L'emploi de « stress environnementaux » est utilisé comme un terme

caractérisant des facteurs ayant des effets négatifs sur les organismes. Ces stress, incluant notamment les variations de température, de salinité, de sédimentation, de polluants, etc., sont très largement variés et peuvent induire une rupture de la symbiose corail-*Symbiodinium* (blanchissement corallien), voire mener à la mort de l'holobionte.

II.3.1 Déclencheurs: variations environnementales

II.3.1.1 Echelle globale

Depuis la révolution industrielle les émissions de dioxyde de carbone (CO₂) dans l'atmosphère n'ont cessé d'augmenter, dues principalement à l'utilisation des combustibles fossiles et à la déforestation, affectant les écosystèmes marins à différents niveaux (Hoegh-Guldberg et Bruno 2010 ; Fabricius *et al.* 2011). En effet, depuis le début du XX^{ème} siècle, la température moyenne de l'océan a augmenté de 0.74°C (Hoegh-Guldberg et Bruno 2009) et les prévisions faites par l'IPCC (2007) annoncent une élévation comprise entre 1.5°C et 4°C, d'ici la fin de ce siècle, selon des scénarios d'émission de CO₂ faible ou importante, respectivement. Cela aura pour conséquence une augmentation des températures des eaux de surfaces ainsi qu'une baisse du pH des océans, phénomène d'acidification des océans (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007; Hoegh-Guldberg et Bruno 2010).

Variation des températures des eaux de surfaces

Les coraux, étant des sténothermes, possèdent une tolérance thermique restreinte (Jokiel et Coles 1990). En effet, il suffit d'une augmentation de la température des eaux de surface de 1 à 2°C par rapport aux températures moyennes estivales pour générer un stress physiologique qui peut se traduire par un blanchissement corallien (Porter *et al.* 1989 ; Glynn 1993 ; Hoegh-Guldberg 1999 ; Berkelmans 2002), voire par la mort du corail si les conditions de stress persistent (Glynn 1993). La température est considérée comme l'un des principaux facteurs du blanchissement et cela d'autant plus en combinaison avec d'autres facteurs tels que l'augmentation des radiations solaires (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007; Hughes *et al.* 2003). Ces conditions sont retrouvées durant les périodes de El Nino Southern Oscillation (ENSO), événement impliquant des blanchissements massifs des récifs, comme en 1998 à travers l'Indo-Pacifique (Wilkinson *et al.* 2000 ; Glynn 2001 ; Hoegh-Guldberg 2007), ou en 2005 quand tous les récifs des Caraïbes furent affectés (Donner *et al.* 2007).

Le stress thermique a donc suscité un grand nombre d'études, menées expérimentalement (Hoegh-Guldberg et Smith 1989; Glynn et D'croz 1990; Iglesia-Prieto *et al.* 1992; Fitt et Warner 1995; Warner *et al.* 1996) ou bien directement en milieu naturel (Glynn 1983; Glynn 1984; Glynn 1993) et ont mis en évidence que des augmentations de la température de l'eau induisaient une augmentation des demandes énergétiques pour la respiration (Previati *et al.* 2010), ainsi qu'une diminution de la quantité de nourriture et de nutriments disponibles, due à la « stratification thermique » (Coma *et al.* 2002).

Modification de la chimie des eaux marines via le cycle du carbone

L'élévation de la pression partielle en dioxyde de carbone ($p\text{CO}_2$) atmosphérique implique, en plus de l'augmentation de la température, un déséquilibre chimique des eaux, ce qui a d'importantes conséquences sur la calcification des coraux (De'ath *et al.* 2009 ; Cantin *et al.* 2010). L'absorption du CO_2 par l'océan est d'environ 30-40%, et conduit, par le biais d'une cascade de réactions chimiques, à une augmentation de la production d'ions bicarbonates (HCO_3^-) et donc d'ions hydrogènes (H^+). Cela se traduit par une baisse du pH, ainsi que par une diminution de la disponibilité en ions carbonates (CO_3^{2-}) et donc du niveau de saturation en aragonite (Ω) (Orr 2011). Ainsi, depuis l'ère pré-industrielle la $p\text{CO}_2$ atmosphérique est passée de 280 ppm à 380 ppm, diminuant le pH de 0,1 unité (Feely *et al.* 2004 ; Orr *et al.* 2005 ; Kleypas *et al.* 2006). Par ailleurs, les prédictions faites par l'IPCC (2007) annoncent d'ici 2100 une diminution supplémentaire de 0,14-0,35 unités pour le pH (Caldeira et Wickett 2003 ; Feely *et al.* 2004 ; Orr *et al.* 2005 ; Meehl *et al.* 2007) et donc une diminution du taux de saturation en aragonite (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Des estimations récentes annoncent une augmentation du CO_2 atmosphérique entre 440 et 700 ppm d'ici 2075 (Van Vuuren *et al.* 2011), voire jusqu'à 490, 650, 850 et 1370 ppm pour 2100 (Moss *et al.* 2010).

De tels scénarios prédisent une altération des mécanismes de calcification pour un certain nombre d'organismes calcificateurs (Feely *et al.* 2004 ; Hall-Spencer *et al.* 2008 ; Doney *et al.* 2009 ; Ries *et al.* 2009 ; Hendriks *et al.* 2010 ; Hoffman *et al.* 2010 ; Kroeker *et al.* 2010 ; Ries 2012) bio-géographiquement distincts car représentatifs des différents écosystèmes marins ; tempérés, polaires (Bednarsek *et al.* 2012 ; Ries 2012) et tropicaux (Turley *et al.* 2010 ; carte Figure 7). Néanmoins, ces organismes présentent un large spectre de réponses de calcification face à l'acidification des océans (Ries 2009). Par exemple, les ptéropodes et les mollusques montrent des sensibilités plus importantes à l'effet de l'acidification ($\Omega_{\text{aragonite}} < 1$),

que d'autres organismes marins calcificateurs, tels que les crustacés, les algues calcaires, les oursins et les coraux (Ries 2009, 2012 ; Trotter *et al.* 2011 ; Rodolfo-Metalpa *et al.* 2001). Une des principales causes de cette différence de sensibilité pourrait s'expliquer par un faible contrôle, chez les mollusques, de la régulation du pH et de la concentration en carbonate de leur fluide extracellulaire calcifiant (Crenshaw 1972). Cela les rend plus sensibles à l'acidification que les calcificateurs qui ont le potentiel d'élever leur pH interne (pHi) de leur fluide calcifiant par rapport au milieu environnant, tels que les foraminifères (Rink *et al.* 1998), les algues rouges coralligènes (Borowitzka 1987), les crabes (Cameron 1985) et les coraux (Figure 8a et b ; Al-Horani *et al.* 2003; Cohen et Holcomb 2009; Holcomb *et al.* 2009).

Cependant malgré, les capacités importantes chez les coraux à réguler le pH de leur site de calcification (≥ 1 unité pH par rapport au pH de l'environnement ; Figure 8b), le phénomène d'acidification des océans à grande échelle reste l'une des menaces les plus préoccupantes pour le devenir et le maintien de l'écosystème corallien actuel (Erez *et al.* 2011). En effet, d'après les prévisions faites sur l'évolution de la pCO₂ d'ici 2100, il est attendu à ce que le taux d'érosion (Silverman *et al.* 2009) excéderait le taux de calcification, accélérant ainsi la destruction de certains récifs (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Ainsi, l'une des fonctions vitales de cet écosystème en lien avec la structure est remise en cause, notamment en tant que source de biodiversité (*i.e.* habitat et nourriture) et source de protection des côtes (Glynn et Colgan 1992). Parallèlement, à échelle écosystémique, il semblerait que des conditions de pH plus faibles, parfois naturellement observées (cheminées de CO₂), impliquent d'importants changements de communautés benthiques, à savoir un meilleur développement des macro-algues (Hall-Spencer *et al.* 2008), des invertébrés érodeurs et des coraux massifs (*i.e.* genre *Porites*) et une diminution de la richesse spécifique et du recrutement corallien (Fabricius *et al.* 2011).

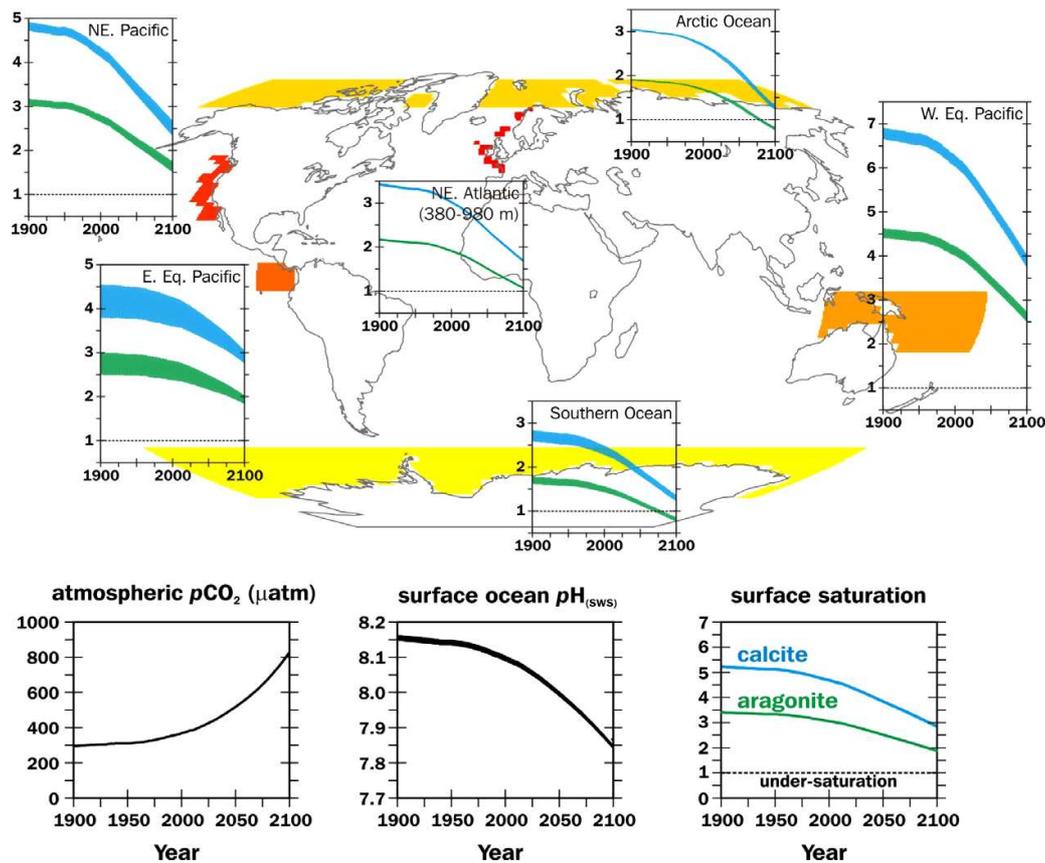


Figure 7 : Carte des prévisions des changements de la chimie des océans dans différentes régions du monde (localisations en couleurs). Six écosystèmes marins menacés sont représentés (océan Arctique, océan du Sud, marge Nord-Est du Pacifique, Atlantique NE (entre 500-1500 m), Pacifique Ouest et Pacifique Est). Les courbes illustrent : en bleu la gamme annuelle de l'état de saturation des océans ($\Omega_{\text{aragonite}}$), en vert la gamme de saturation en calcite. L'épaisseur de ces courbes représente les variations saisonnières. © Turley *et al.* 2010

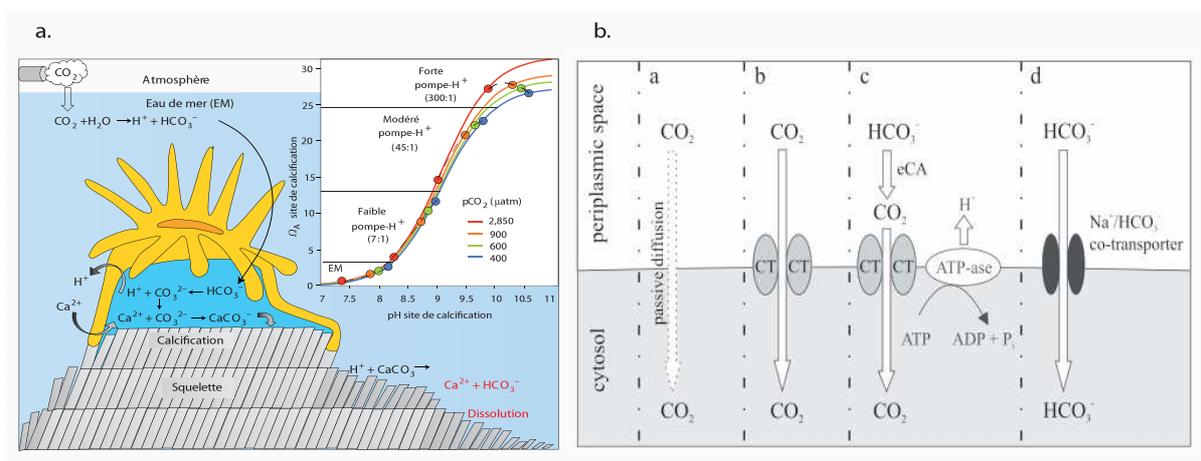


Figure 8 : Mécanismes de régulation du pH interne chez les coraux : a) modèle du processus de calcification chez les coraux et compensation de la pompe H⁺ en fonction de différents pH (400 à 2850 ppm) et b) différentes voies passives et actives pour la régulation du pH interne du corail nécessaire à la calcification. © modifié d'après Ries 2011 et Brading *et al.* 2011 (b)

A ce jour, l'effet de l'acidification des eaux sur les coraux reste peu maîtrisé et controversé (Jury *et al.* 2010). Certains travaux ont montré que la diminution du pH entraîne une diminution du taux de calcification et de la croissance du squelette chez différentes espèces de coraux (Leclercq *et al.* 2002 ; Langdon et Atkinson 2005 ; Cohen *et al.* 2009 ; Marubini *et al.* 2008 ; Ries *et al.* 2009 ; Albright et Langdon 2011 ; Inoue *et al.* 2011 ; Iguchi *et al.* 2012 ; Review Erez *et al.* 2011). A l'inverse dans d'autres études, la calcification n'a pas été affectée, voire même augmentée (Houlbrèque *et al.* 2012 ; Kaniewska *et al.* 2012), mais avec un coût énergétique plus important (Vidal-Dupiol *et al.* 2013) pouvant être au détriment d'autres fonctions biologiques (e.g. reproduction, système immunitaire). En revanche, malgré l'aspect fondamental de la symbiose corail-zooxanthelles, essentielle pour la persistance, la résilience et la distribution des récifs coralliens (Iglesias-Prieto *et al.* 2004; Berkelmans et van Oppen 2006), très peu de connaissances sont acquises quant à la réponse de l'holobionte face à l'augmentation de pCO₂ via les *Symbiodinium*. Pourtant l'augmentation de la pCO₂ implique une hausse de la concentration en ions HCO₃⁻, utilisés par les algues symbiotiques pour la photosynthèse (Marubini *et al.* 2008; Jury *et al.* 2010), et pourrait donc avoir d'importantes implications pour les *Symbiodinium*. Quelques études focalisées sur les réponses physiologiques des *Symbiodinium* (e.g. teneurs en chlorophylles *a*, densités, croissance) à l'acidification des océans (OA) se sont basées sur des cultures d'algues (Buxton *et al.* 2009 ; Brading *et al.* 2011), sur des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux sur de courts temps d'exposition (Anthony *et al.* 2008 ; Marubini *et al.* 2008 ; Herfort *et al.* 2008 ; Crawley *et al.* 2010 ; Suwa *et al.* 2010 ; Iguchi *et al.* 2012), ou des *Symbiodinium* associés à d'autres taxa que les coraux (Towanda et Thuesen 2012 ; Uthicke et Fabricius 2012). Les travaux *in vitro* de Brading *et al.* (2011) ont mis à jour des réponses à l'acidification spécifiques selon les clades de *Symbiodinium*, à savoir aucun effet pour A1 et B1, et en revanche un effet positif pour la croissance chez A13 et de l'activité photosynthétique pour A2. En revanche, sur des récifs exposés à un gradient naturel d'acidification en Papouasie Nouvelle-Guinée (pCO₂ entre 500 et 900 ppm) et donc acclimatés, les communautés de *Symbiodinium* associées à 6 espèces coralliennes différentes (*Acropora millepora*, *Galaxea fascicularis*, *Pocillopora damicornis*, *Porites cylindrica*, *Porites massive* et *Seriatopora hystrix*) n'ont montré aucun changement en fonction des pH associés (Noonan *et al.* 2013), à savoir la présence des clades C et D, quel que soit l'hôte corail et la localisation dans le gradient.

Néanmoins, ces premières informations, ne permettent pas de prédire à long terme l'effet

de l'acidification des océans sur la symbiose avec les zooxanthelles (Rands *et al.* 1993). La réponse des *Symbiodinium* et leur rôle éventuel dans la résistance de leur hôte corallien face à l'acidification des océans reste encore une voie peu explorée.

II.3.1.2 Perturbations à échelle locale

A échelle locale, les récifs coralliens sont sujets aux pressions d'origines anthropiques et naturelles, qui, en interaction avec les changements globaux, amènent à une intensification des invasions de prédateurs corallivores tels que les *Acanthaster planci*, des tempêtes et des précipitations. En conséquence, on observe une altération de divers paramètres tels que la salinité et les apports terrigènes en nutriments et en sédiments, pouvant engendrer une augmentation des phénomènes d'eutrophisation (Fabricius 2005 ; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007 ; Baker *et al.* 2011).

II.3.1.2.a Apports terrigènes: eutrophisation, sédimentation et pollution

Les lagons, et plus précisément les récifs frangeants des écosystèmes coralliens, sont les plus exposés aux pressions anthropiques, dues à l'expansion démographique de la population humaine et des activités associées (e.g. agriculture, aménagement des côtes ; Fabricius *et al.* 2005). Cela a pour cause directe une modification de la qualité des eaux côtières récifales (Tilman *et al.* 2001) qui sont normalement caractérisées par de faibles concentrations en nutriments, limitant la biomasse des communautés phytoplanctoniques (Dufour *et al.* 1999). En effet, les concentrations en phytoplancton et en matière organique particulaire sont relativement faibles et dépassent rarement $1 \mu\text{g.chl } a^{-1}$ et $0,7 \text{ mg.L}^{-1}$ respectivement (Pages *et al.* 2001 ; Pouvreau *et al.* 2000). En termes d'abondance, les communautés planctoniques sont la plupart du temps caractérisées par une nette dominance des organismes pico-phytoplanctoniques (e.g. bactéries hétérotrophes, cyanobactéries) sur les organismes unicellulaires nano-microplanctoniques (Gonzales *et al.* 1998, Sournia et Ricard 1976).

En cas de fortes précipitations ou de rejets directs dans le milieu marin, des phénomènes d'hyper-sédimentation et d'eutrophisation (enrichissement en nutriments, principalement de nature azotée et/ou phosphorée (Hodgson 1990 ; Lacaze 1996 ; Howarth *et al.* 2000 ; Anderson *et al.* 2002 ; Baker *et al.* 2011) peuvent se produire et entraîner des conséquences éco-physiologiques négatives sur les coraux (Figure 1) ainsi qu'une prolifération d'algues, en

compétition pour le même espace (e.g. croissance et/ou recrutement). En effet, une augmentation de la turbidité de l'eau et donc une diminution de l'accès à la lumière, peuvent causer, à l'échelle de la colonie, un étouffement des tissus coralliens, des perturbations au niveau de la structure trophique en minimisant la voie autotrophique (Lapointe 1997; Fabricius 2005 ; Grottoli *et al.* 2006), et une réduction de la photosynthèse et donc du taux de calcification. A ceci peut être associée une augmentation de l'épaisseur des tissus coralliens (Anthony et Hoegh-Guldberg 2003; Rogers, 1979; Telesnicki and Goldberg, 1995), et de la production de mucus (Telesnicki et Goldberg 1995), le tout ayant un important coût énergétique. De plus, en cas d'eutrophisation importante, certains coraux montrent une accélération de la perte tissulaire, associée à une plus grande incidence à développer des maladies coralliennes, telles que les maladies de la bande jaune et de la bande noire (Bruno *et al.* 2003; Voss et Richardson 2006). A l'échelle de la communauté récifale, l'augmentation de la turbidité peut conduire à une diminution du recrutement corallien due à une indisponibilité du substrat (McCulloch *et al.* 2003; Loya *et al.* 2004 ; Fabricius 2005) et ainsi, à terme, réduire la couverture corallienne (Rogers 1990).

Tableau 1 : Synthèse des effets directs sur la santé et la survie des coraux adultes, des quatre principaux paramètres dus au lessivage des sols. Les principaux paramètres sont : l'azote inorganique dissous (DIN), le phosphate inorganique dissous (DIP) et la matière organique particulaire (POM). Les flèches indiquent la force et la direction de la réponse (vers le bas négatif et vers le haut positif et la taille des flèches étant proportionnelles à l'accentuation de la réponse), tandis que les cases vides indiquent le manque de connaissances. Modifié de Fabricius 2005.

Biologie/physiologie holobionte	Stress environnementaux				
	DIN	DIP	POM	Faible luminosité	Sédimentation
Calcification	↘	↘	↗	↘	↘
Epaisseur des tissus coralliens			↗	↘	↘
Densité de zooxanthelles	↗		↗	↗	↘
Photosynthèse	↗	↗	↗	↘	↘
Survie de l'holobionte			↗	↘	↘

De telles conditions peuvent aboutir à un « changement d'état » correspondant à un changement radical plus ou moins stable dans le temps de la dominance des communautés benthiques des récifs coralliens (McManus et Polsenberg 2004). L'un des changements d'état le plus souvent observé est la diminution de la couverture corallienne en faveur des

macroalgues, présentant une meilleure compétitivité en raison d'un fort taux de croissance (Norström *et al.* 2009).

II.3.1.2.b Evènements naturels

Les récifs subissent également de nombreuses perturbations naturelles, incluant les cyclones, les tsunamis et les fortes houles (Cheal *et al.* 2002 ; Guillemot *et al.* 2010 ; Rousseau *et al.* 2010), les explosions démographiques de prédateurs corallivores (Faure 1989; Rotjan et Lewis 2008 ; Pratchett *et al.* 2009 ; Kayal *et al.* 2011, 2012) et les crises dystrophiques associées aux blooms phytoplanctoniques (Adjeroud *et al.* 2001). Une étude récente réalisée en Australie suggère que de ces perturbations de grandes amplitudes influent sur la structuration génétique des *Symbiodinium* associés aux coraux des récifs coralliens de la Grande Barrière (Howells *et al.* 2013).

Ces évènements, qui apparaissent de manière cyclique (e.g. évènements cycloniques tous les 10-15 ans), sont aujourd'hui fortement influencés par les changements globaux, avec pour conséquence une augmentation de leur fréquence et de leur intensité. Cela entraîne d'importantes modifications du recouvrement (Hughes *et al.* 2003 ; Bellwood *et al.* 2006 ; McClanahan *et al.* 2005) et influe sur la dynamique (Hughes et Connell 1999 ; Wakeford *et al.* 2008) des populations de coraux, leur période de résilience étant alors réduite.

Face à tous ces changements environnementaux à échelle globale et locale, les récifs subissent actuellement une augmentation des fréquences et des amplitudes de stress, à l'origine des évènements de blanchissement corallien (Hoegh-Guldberg 1999 ; Hughes *et al.* 2003 ; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007 ; Donner *et al.* 2007 ; Oliver *et al.* 2009) et des maladies coralliennes (Harvell *et al.* 2004 ; Sutherland *et al.* 2004 ; Hoegh-Guldberg 2007 ; De'ath *et al.* 2009).

II.4 Conséquences sur l'holobionte

II.4.1 Les mécanismes du blanchissement corallien

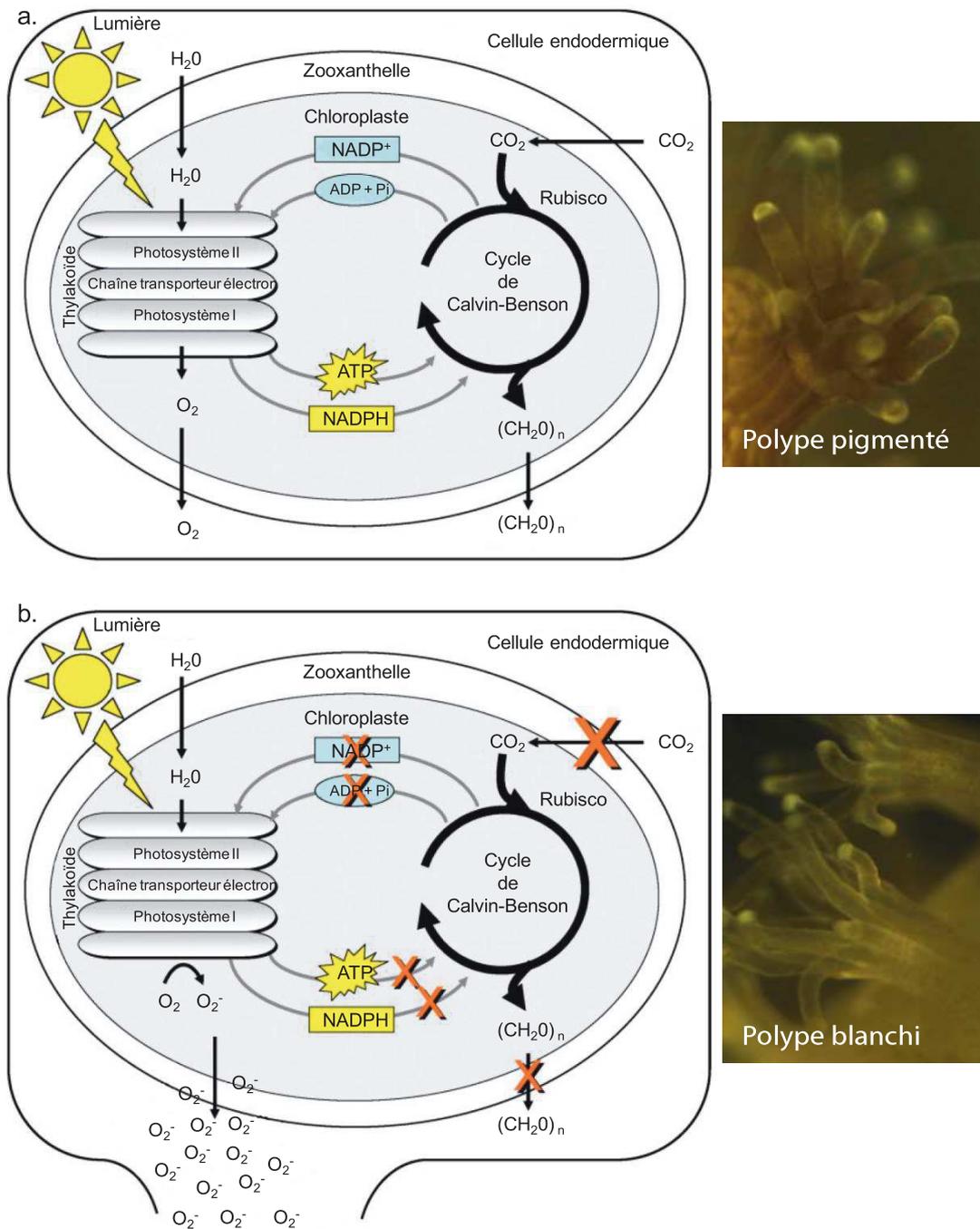
Le blanchissement corallien, résultant de la perte d'algues symbiotiques, a été décrit pour la première fois au début du siècle dernier (Vaughan 1914 ; Yonge et Nicholls 1931). Ce

phénomène est considéré comme un symptôme de déséquilibre de la symbiose corail-algue en réponse à un stress environnemental, pouvant être induit par une variété de stimuli, tels que des valeurs anormales de températures, de salinités, d'irradiances, de sédimentation et de nutriments, ou de polluants du types des métaux lourds (voir **partie II.3.1** ; Coles and Brown 2003 ; Douglas 2003). De telles conditions agissent sur l'association corail-zooxanthelles, et mènent à une dégradation des pigments photosynthétiques contenus dans les chloroplastes des zooxanthelles et/ou à une rupture de la symbiose menant à une perte des algues contenues dans les tissus de l'hôte (Glynn 1993 ; Karako-Lampert *et al.* 2006 ; Weis *et al.* 2008). La perte des algues et/ou de ses pigments se traduit alors par un « blanchissement corallien ».

Plus précisément, au niveau cellulaire, cette phase de stress occasionne une série de réponses physiologiques et des dommages cellulaires (Perez et Weis 2006), notamment au niveau de la machinerie photosynthétique des zooxanthelles (Perez *et al.* 2001 ; Lesser et Farrell 2004 ; Smith *et al.* 2005 ; Figure 9). L'effet du stress thermique, le plus étudié, provoque un dysfonctionnement des photosystèmes II (PSII), menant à une diminution de l'activité photosynthétique (Jones *et al.* 1998 ; Smith *et al.* 2005) processus appelé photo-inhibition (Iglesias-Prieto *et al.* 1992), avant qu'il y ait perte des zooxanthelles (Franklin *et al.* 2004). Basé sur l'effet synergique du stress thermique et de la lumière, mais supposé identique pour les réponses aux stress environnementaux en général, il y a dysfonctionnement des centres réactionnels des photosystèmes II (PSII) et surproduction d'espèces réactives oxygénées (e.g., O_2^- et H_2O_2 ; Lesser 2006 ; Venn *et al.* 2008 ; Weis 2008), pouvant être dus à : (i) une dégradation de la protéine D1 du PSII (Takahashi et Murata 2008), (ii) une affectation de la phase sombre de la photosynthèse (cycle de Calvin), *via* une diminution de la fixation du carbone, de l'activité du complexe Rubisco et donc de la consommation d'ATP et NADPH provenant de la phase claire, et (iii) une dégradation directe de la membrane des thylakoïdes (Tchernov *et al.* 2004) causant l'arrêt de la synthèse d'ATP et de NADPH durant la phase claire. Les seuils de ROS atteints dépassent alors les capacités de détoxification des cellules (activités enzymatiques anti-oxydantes : *i.e.* Super Oxyde Dismutase, catalase) et mènent à des interactions encore mal comprises, entre l'hôte et les symbiotes, se traduisant par la perte de 70% voire à plus de 90% des algues abritées dans les tissus coralliens (Fitt *et al.* 2000 ; Douglas 2003 ; Weis 2008). D'après Cunning et Baker (2012), les coraux associés à de plus grandes densités de zooxanthelles, potentiellement à l'origine d'une plus forte quantité de ROS libérées, seraient plus susceptibles au blanchissement durant le stress thermique. Durant cette phase de sensibilité, le principal de l'énergie sera alloué aux systèmes

de défense du corail au détriment des fonctions biologiques primaires (croissance, reproduction, etc.), phénomène pouvant être réversible et donc mener à une résilience au bout de quelques semaines voire plusieurs mois. Si le stress se prolonge, le processus ne pourra plus être inversé et le corail mourra puisque la majeure partie de sa nutrition provient des produits photosynthétiques de l'algue qu'il héberge (Glynn and D'croz 1990 ; D'Elia *et al.* 1991).

Les importants évènements de blanchissement corallien ont des conséquences dramatiques sur les assemblages de coraux, à travers la mortalité ou encore des effets à long terme incluant des diminutions des taux de croissance et de reproduction, des réductions de compétences de compétitivités et des augmentations de sensibilité à la maladie (McClanahan *et al.* 2009). Avec le réchauffement de certaines régions intertropicales, les évènements de blanchissement corallien massifs devraient se multiplier, s'intensifier et s'étendre plus largement géographiquement (Donner *et al.* 2007; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Les évènements de blanchissement corallien massifs représentent à ce jour l'une des principales préoccupations quant au futur des récifs coralliens (Hughes *et al.* 2003). En effet, une des questions persistantes est de savoir si les mécanismes adaptatifs des coraux seront assez efficaces pour les maintenir dans un tel contexte de changement climatique (Woodridge 2009 ; Pandolfi *et al.* 2011).



Dommages oxydatifs à la cellule animale menant au blanchissement corallien

Figure 9 : a) Vue conceptuelle du cycle intracellulaire du carbone dans la symbiose corail-*Symbiodinium*. La photosynthèse des *Symbiodinium* intervient dans le chloroplaste de l'algue, avec la phase claire (photosynthèse) qui apparaît dans les membranes des thylakoïdes, et la phase sombre (cycle de Calvin) dans le stroma du chloroplaste. La grande majorité des photosynthats assimilés (CH₂O)_n sont transférés à l'hôte corallien. b) Représentation conceptuelle de la rupture de la symbiose (= expulsion des *Symbiodinium*) initiée par une limitation en CO_{2(aq)}, substrat nécessaire durant la phase sombre de la photosynthèse. L'absence de turn-over d'ATP et de NADPH, bloque la chaîne de transport des électrons photosynthétiques, endommageant les photosystèmes et générant la production d'espèces réactives à l'oxygène (ROS). Modifié d'après Wooldridge (2010)

II.4.2 Les maladies coralliennes

Les écosystèmes marins ne sont pas exempts de l'expansion des maladies (Harvell *et al.* 1999), puisque depuis une 30^{aines} d'années des éruptions ont été reportées dans une large gamme de taxa, notamment chez les coraux (Harvell *et al.* 2004 ; Lafferty *et al.* 2004 ; Ward et Lafferty 2004). La recrudescence des maladies coralliennes a d'abord été observée au niveau de l'Atlantique (essentiellement Caraïbes), puis s'est étendue au niveau de l'Indo-Pacifique (Bourne *et al.* 2009), région présentant une biodiversité plus riche (Harvell *et al.* 2007). D'après la littérature, près d'une vingtaine de maladies coralliennes ont été décrites à travers le monde (Sutherland *et al.* 2004 ; Harvell *et al.* 2007), la plupart d'étiologie inconnue (Richardson 1998 ; Richardson et Aronson 2002 ; Sutherland *et al.* 2004). En général, les maladies coralliennes sont observées *in situ* par des lésions ou par des bandes distinctes dépourvues de tissus (Figure 10).

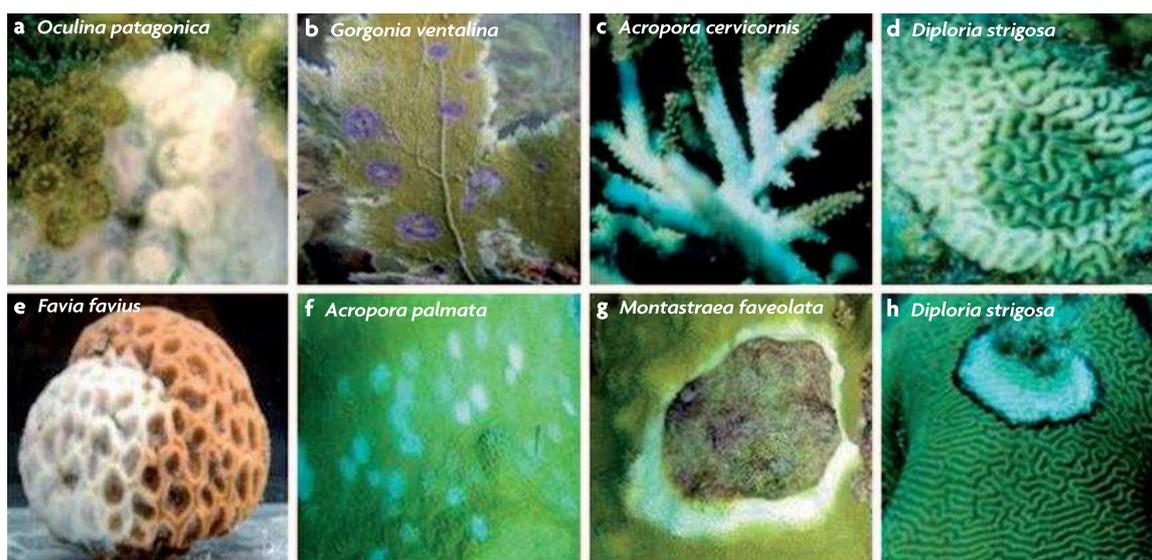


Figure 10 : Maladies infectieuses des coraux : a) blanchissement chez *Oculina patagonica*, b) l'aspergillose chez *Gorgonia ventalina*; c) maladie de la bande blanche (white band) chez *Acropora cervicornis*; d) maladie de la plaque blanche (white plague) chez *Diploria strigosa*; e) maladie de la plaque blanche (white plague) chez *Favia favius*; f) maladie de la vérole blanche (white pox) chez *Acropora palmata*; g) maladie de la tache jaune (yellow blotch) chez *Montastraea faveolata*; et h) la maladie de la bande noire (black band) chez *Diploria strigosa*. © Rosenberg *et al.* 2007

Ces maladies peuvent être causées par des bactéries, des virus, des protozoaires ou des champignons (Harvell *et al.* 2007). Néanmoins, pour seulement sept d'entre elles, l'agent pathogène a été caractérisé (Tableau 2; Rosenberg *et al.* 2007 ; Bourne *et al.* 2009), dont cinq

d'entre eux répondent au postulat de Koch¹ (Figure 11).

Les maladies coralliennes sont actuellement recensées sur la base de la description des signes macroscopiques, souvent associés à un blanchissement des tissus (Pollock *et al.* 2011). Le syndrome blanc ou « White Syndrom (WS)» (rentrant dans plusieurs cas de maladies) est le plus fréquent, et l'origine de ce syndrome reste, dans la plupart des cas, à être déterminée (Bythell *et al.* 2004 ; Sutherland *et al.* 2004 ; Jones *et al.* 2004 ; Aeby *et al.* 2006 ; Roff *et al.* 2006 ; Haapkylä *et al.* 2007). La claire distinction entre la zone touchée (*i.e.* exposition progressive du squelette par perte ou lyse des tissus dans une bande blanche ; Willis *et al.* 2004) et la zone indemne (Richardson *et al.* 2001 ; Bythell *et al.* 2002) n'a, dans la majorité des cas, pas permis la découverte du potentiel agent pathogène. Dans certains cas, la perte des tissus serait due à des réactions de défense déclenchées par le stress physiologique et/ou l'agent pathogène (Dunn *et al.* 2004). Plus de six maladies « blanches » (WS) sont décrites (*i.e.* progression de la perte en tissus ou exposition directe du squelette) uniquement dans la région des Caraïbes (Sutherland *et al.* 2004). Pour la région Indo-Pacifique, le terme générique de WS, correspondant à une perte ou lyse des tissus coralliens, a été répertorié depuis 2003 (*i.e.*; Ben-Haim *et al.* 2003 ; Willis *et al.* 2004 ; Jones *et al.* 2004 ; Aeby 2006 ; Roff *et al.* 2006 ; Haapkylä *et al.* 2007), principalement chez les *Acropora* tabulaires (Willis *et al.* 2004 ; Roff *et al.* 2006 ; Stat *et al.* 2008 ; Sussman *et al.* 2008).

Les Vibrionaceae représentent la famille bactérienne la plus représentée dans toutes les maladies coralliennes recensées. Ces bactéries sont retrouvées notamment dans les cas de blanchissement corallien (Kushmaro *et al.* 1996 ; Ben-Haim *et al.* 2003 ; Sussman *et al.* 2008), la maladie de la bande blanche (Ritchie et Smith 1998) et la maladie des tâches jaunes (Cervino *et al.* 2004, 2008). La prévalence de ces maladies infectieuses est généralement associée aux mois les plus chauds et donc aux températures d'eau élevées (thermo-dépendance ; Kushmaro *et al.* 1998; Rosenberg *et al.* 1999; Banin *et al.* 2000 ; Vezzulli *et al.* 2010 ; Vidal-Dupiol *et al.* 2011), d'où des apparitions principalement en tant qu'épidémies/épizooties (Jones *et al.* 2004 ; Bally et Garrabou 2007 ; Bruno *et al.* 2007 ; Rodriguez et Croquer 2008). Par ailleurs, comme pour le blanchissement corallien, d'autres facteurs que l'élévation de température peuvent déclencher les maladies coralliennes, tels que des eaux anthropisées, polluées et/ou enrichies (Szmant 2002 ; Bruno *et al.* 2003 ; Richardson

¹ Postulats de Koch permettent de valider une maladie par un agent pathogènes selon plusieurs conditions : (i) l'agent pathogène est présent dans les régions malades, (ii) il est cultivable, (iii) son inoculation pure dans des organismes sains provoque les même symptômes, et (iv) l'agent peut être récupéré de ces organismes contaminés (Rosenberg 2004b)

2004 ; Kuntz *et al.* 2005 ; Bruno *et al.* 2007 ; Williams *et al.* 2010), ou l'arrivée de nouvelles espèces pathogènes (Daszak *et al.* 2000 ; Harvell *et al.* 2002 ; Plowright *et al.* 2008). Ces stress entraînent des réponses physiologiques et biochimiques de l'holobionte, comprenant le corail hôte (Lesser 2004) et un changement des communautés bactériennes associées. Les communautés microbiennes naturelles, décrites comme spécifiques et durables, seraient remplacées par une communauté de pathogènes virulents (Bruno *et al.* 2007). Ainsi, les effets bénéfiques procurés par les communautés bactériennes naturelles, tels que la participation au cycle des nutriments, la fixation de l'azote (Lesser *et al.* 2004b ; Wild *et al.* 2004 a,b ; Naumann *et al.* 2009), ne seraient plus accessibles à l'hôte. De plus, à la base de l'hypothèse probiotique (Rosenberg *et al.* 2007), il est suggéré un rôle antibiotique de la part de ces communautés de microorganismes (Rohwer *et al.* 2002 ; Rohwer et Kelly 2004 ; Bourne et Munn 2005 ; Rosenberg et al ; 2007 ; Bourne *et al.* 2009), protection également perdue en cas de perte de ces bactéries. Certains auteurs (Pantos *et al.* 2003) proposent de suivre les communautés microbiennes des coraux comme bio-indicateurs, ce qui permettrait, par l'observation d'un changement des communautés microbiennes, la détection précoce de la maladie d'un corail, avant l'apparition des signes macroscopiques (e.g. blanchissement),

Ainsi, la plupart du temps, le développement d'une maladie dépendra des interactions entre l'hôte, l'agent et/ou l'environnement (Bourne *et al.* 2009). Etant sensible aux mêmes stress environnementaux, en particulier les fortes températures des eaux de surfaces, il existe une synergie clairement établie entre le blanchissement et les maladies. Cependant, l'effort de recherche sur les maladies étant récent et les mécanismes complexes, il reste encore beaucoup d'incompréhensions, laissant ouvert un débat qui est de savoir si les maladies coralliennes sont issues: (i) d'un agent pathogène primaire infectieux dans la nature, ou en revanche (ii) d'un stress environnemental provoquant un stress physiologique de l'hôte et donc une nouvelle niche écologique favorable au développement de pathogènes opportunistes (Harvell *et al.* 2007 ; Lesser *et al.* 2007 ; Ainsworth *et al.* 2008 ; Sussman *et al.* 2009).

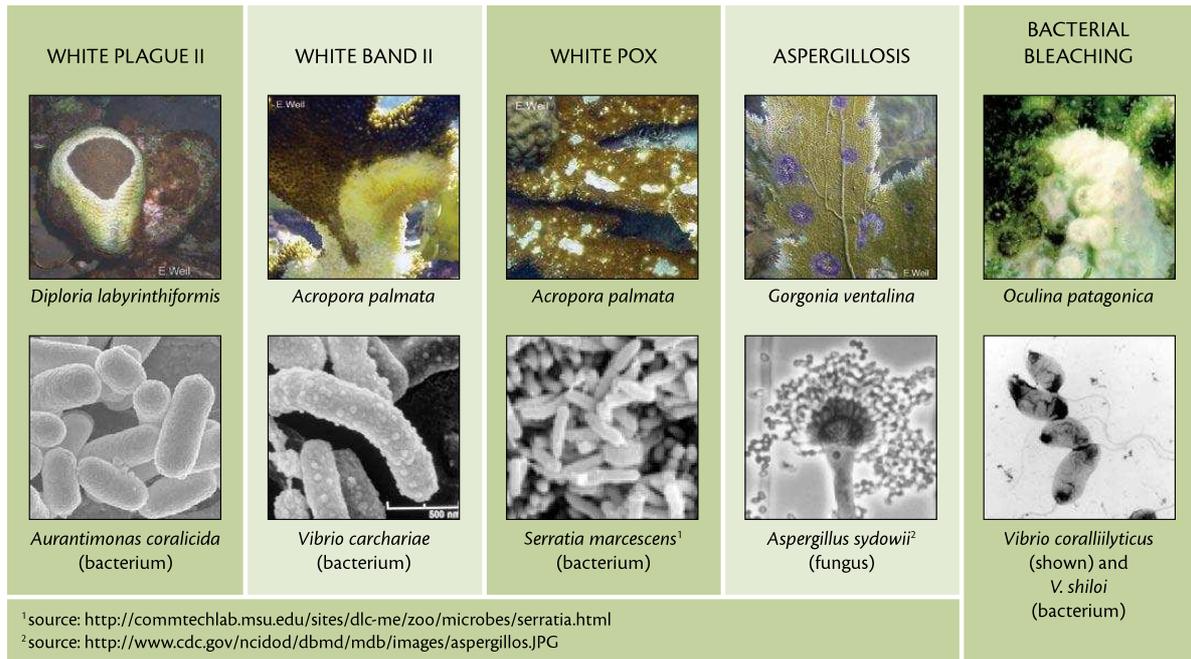


Figure 11 : Représentation des 5 maladies coralliennes répondant au postulat de Koch, montrant la maladie, l'hôte corallien et le pathogène microbien. © Harvell *et al.* 2007

Tableau 2 : Pathogènes des coraux. © modifié de Rosenberg *et al.* 2007

Région	Maladie	Agent pathogène	Hôte corallien	Nombre d'espèces de coraux infectés
Méditerranée Est	Blanchissement bactérien (BBL) ^K	<i>Vibrio shiloi</i> ^b	<i>Oculina patagonica</i>	
Océan Indien Mer Rouge	Blanchissement bactérien (BBL) ^K	<i>Vibrio coralliilyticus</i> ^b	<i>Pocillopora damicornis</i>	Blanchissement entre 23-26°C ; Lyse des tissus activée par de plus hautes températures
Caraïbes	Aspergillose (ASP) ^K	<i>Aspergillus sydowii</i> ^f	gorgones	Fungi d'origine africaine (poussière et terre)
Caraïbes	Bande blanche II (WBD-II) ^K	<i>Vibrio carchariae</i> ^b	<i>Acropora spp.</i>	Pas démontré par le postulat de Koch's
Caraïbes	Plaques blanches II (WBD-II) ^K	<i>Aurantimonas coralicida</i>	Plusieurs	
Red Sea	Bande blanche (WP)	<i>Thalassomonas loyana</i>	Plusieurs	Identité du pathogène confirmée
Caraïbes	White pox ^K	<i>Serratia marcescens</i> ^b	<i>Acropora palmata</i>	Pathogène connu chez les humains et les animaux domestiques
Caraïbes	Yellow blotch (YBS)	<i>Vibrio alginolyticus</i> (+ 3 autres <i>Vibrio</i>)	<i>Montastrea spp.</i>	Thermosensibilité de la maladie (blanchissement)
Caraïbes Pacifique	Bande noire (BBD)	Consortium	Plusieurs	Production de sulfides par les bactéries qui dégradent les tissus coralliens

II.5 Théorie sur l'évolution de l'association symbiotique en réponse aux changements environnementaux

La symbiose est actuellement considérée comme une association intime et durable entre deux organismes appartenant à des espèces différentes (Goff 1982) qui, en cas d'altération, sera en défaveur d'au moins un des deux partenaires (Bronstein 1994).

Dans le cas de la symbiose des coraux avec les *Symbiodinium*, établie au niveau intracellulaire, le type de relation est décrit dans un spectre large, pouvant intégrer la notion de mutualisme ou d'opportunisme (Stat et Gates 2011 ; Lesser *et al.* 2013). Ces algues symbiotiques sont représentées par de nombreux clades et sous-clades, offrant à l'hôte une variété de possibilités de partenariat. Face à des changements environnementaux, une plasticité de la composition des *Symbiodinium* associés aux coraux, peut être observée. Ce changement de la communauté symbiotique, par favoritisme d'un clade plus tolérant aux nouvelles conditions, peut dévier la nature initialement mutualiste de l'association corail-*Symbiodinium* vers une relation antagoniste de type parasitique et/ou opportuniste (Kiers *et al.* 2010 ; Lesser *et al.* 2013). Reprenons le cas des clades A et D (voir **partie II.2**), qui possèdent des capacités d'acclimatation aux conditions extrêmes de radiations solaires et/ou thermiques, mais sont moins bénéfiques que les autres clades du corail en condition normale (e.g. fixation de carbone, croissance, reproduction). Génétiquement, le clade D présente une faible diversité et est largement distribuée au niveau géographique. Toutefois, on estime que le clade D représente moins de 10% de la population des *Symbiodinium* chez les coraux et qu'il est souvent réparti dans des assemblages multi-clades (Stat et Gates 2011), traits des opportunistes. La présence transitoire de ce clade au sein des coraux lors de stress particuliers (e.g. après événements de blanchissement corallien) rappelle une stratégie caractéristique des opportunistes (Sachs *et al.* 2011). D'une manière générale, les différentes observations concernant les clades A et D, laissent penser certains auteurs (e.g. Stat et Gates 2011 ; Lesser *et al.* 2013) que dans un contexte de maintien de la pression écologique sur les récifs coralliens, leur prévalence pourrait augmenter au sein des coraux scléactiniaires.

L'intensité et l'évolution de la symbiose en opportunisme dépendent également du type de transmission des coraux avec les *Symbiodinium* (Figure 12). La transmission verticale, ou transfert maternel, conduit à une plus forte stabilité et privilégie la coopération symbiotique, tandis que la transmission horizontale est plus favorable à l'opportunisme

(Sachs et Wilcox 2006). Dans ce dernier type d'interaction, le symbiote opportuniste évolue rapidement pour échapper aux défenses de l'hôte et entre en compétition avec les autres types de symbiotes. On parle même de parasitisme (Sachs *et al.* 2011).

Ainsi, les compétences individuelles de l'hôte corallien et des symbiotes, ainsi que la stabilité de leur association pourrait avoir des conséquences écologiques et évolutives significatives si elles sont considérées comme un continuum opportuniste-mutualisme (Lesser *et al.* 2013).

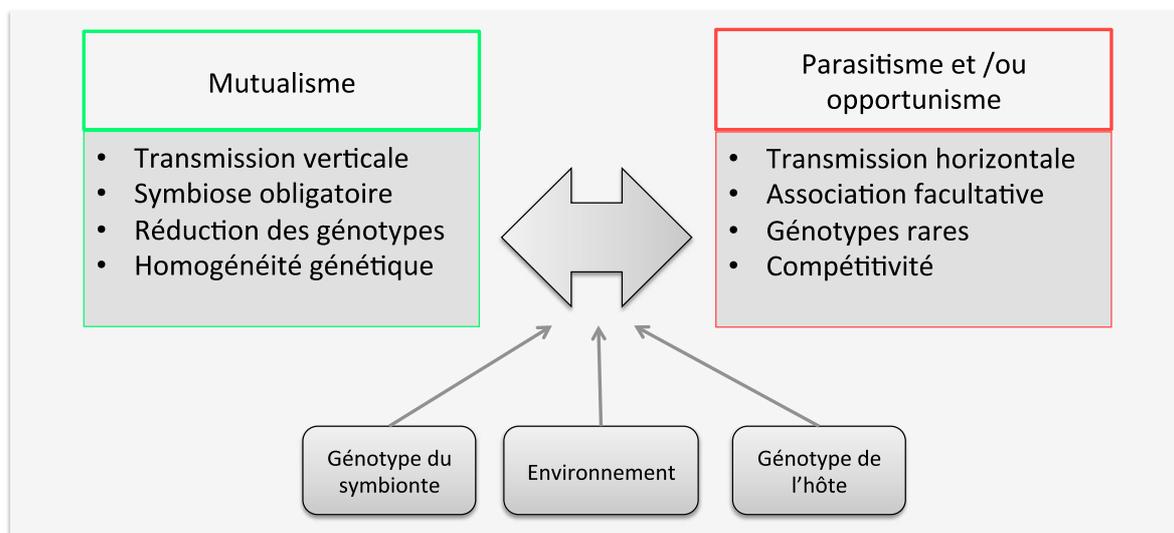


Figure 12 : Illustration de la théorie de l'évolution du continuum opportuniste/parasitisme-mutualisme sous influence du génotype l'hôte corallien et des *Symbiodinium* et de l'environnement. Modifié de Lesser *et al.* (2013).

III MAINTIEN DE L'ECOSYSTEME CORALLIEN: RESISTANCE, RESILIENCE ET ADAPTATION DES CORAUX

Durant les différents évènements de blanchissement corallien (massif ou localisé), les coraux présentent des variations dans leur résistance et leur résilience, pouvant être inter ou intra-spécifique voire même intra-colonie (Hughes *et al.* 2003 ; Berkelmans *et al.* 2004 ; Rosenberg *et al.* 2007 ; Maynard *et al.* 2008). Une explication possible aux différentes réponses physiologiques inter-spécifiques, en cas d'anomalie thermique par exemple (Edmunds 1994 ; Hoegh-Guldberg et Salvat 1995 ; Marshall et Baird 2000 ; Fitt *et al.* 2001 ; Brown *et al.* 2002 ; Stimson *et al.* 2002 ; Douglas 2003), pourrait faire intervenir les stratégies de vie des espèces associées à des métabolismes distincts, notamment au niveau des taux de

respiration (Jokiel et Coles 1990 ; Baird et Marshall 2002). Les espèces à stratégie « r » sont caractérisées par une croissance rapide et un fort taux de reproduction et présentent en général des taux de respiration plus élevés. A l'inverse, les espèces à stratégie « K » sont caractérisées par de faibles taux de croissance et de reproduction. Les espèces « winners » qui s'avèrent être les plus résistantes aux anomalies de températures et au blanchissement et donc les plus à même de perdurer dans les futurs récifs sont celles appartenant aux *Porites*, décrits par une croissance lente (McClanahan *et al.* 2007). *A contrario* le genre *Acropora* de stratégie « r » (croissance rapide) regroupe des espèces très sensibles au blanchissement, considérées comme « losers » car fortement menacées face au changement climatique (McClanahan *et al.* 2007 ; Carpenter *et al.* 2008). Cela implique, lors d'épisodes de blanchissement corallien, des changements majeurs de dominance dans les communautés de coraux (Berumen et Pratchett 2006 ; McClanahan *et al.* 2007), un des facteurs caractéristiques de la « crise des récifs coralliens » (Bellwood *et al.* 2004).

A échelle temporelle, dans le cas d'une succession d'évènements de blanchissement sur un même récif (e.g. évènements de blanchissement massifs en 1998, 2005, 2007), pouvant être de même nature (stress) et, dans certains cas, de même intensité (valeur), les assemblages de coraux peuvent répondre par une meilleure résistance en terme de susceptibilité et de mortalité (Penin *et al.* 2007b; Maynard *et al.* 2008). Les suivis à Moorea, de Penin *et al.* (2012) ont montrés une intensité de blanchissement moins importante en 2007 qu'en 2005, alors que les conditions de température et d'insolation étaient similaires, acclimatation qui appuie l'hypothèse d'une augmentation de leur photo-protection en 2007 (Dunne et Brown 2001).

L'historique des évènements de blanchissement et/ou les conditions environnementales sont donc des prédictors importants de la réponse des coraux à de futurs stress (Coles et Jokiel 1978), l'idée étant que des coraux ayant déjà récupéré d'un blanchissement sont plus résistants à de futures perturbations (Baker 2003, 2004 ; Carilli *et al.* 2012). Cela peut s'expliquer à la fois par une acclimatation physiologique et/ou un ajustement de l'holobionte face à des températures et irradiances élevées (Berkelmans *et al.* 2004 ; Rosenberg *et al.* 2007 ; Maynard *et al.* 2008 ; Fitt *et al.* 2009). En effet, chacun des partenaires de la symbiose, l'hôte et les symbiotes, vont contribuer à la santé et la survie de l'holobionte par des mécanismes de résistance qui leur sont propres ou communs (e.g. système anti-oxydants ; Baird *et al.* 2009).

III.1 Rôle des *Symbiodinium*

La diversité et la flexibilité des communautés de *Symbiodinium* au sein de l'hôte, peut permettre aux coraux de survivre face aux prévisions climatiques et anthropiques (Rowan et Knowlton 1995; LaJeunesse 2001; van Oppen *et al.* 2001; Baker 2003). En effet, sous l'emprise d'un ou plusieurs stress, cette souplesse symbiotique devrait permettre une évolution génétique *via* le changement de communauté de *Symbiodinium*, en faveur du ou des type(s) le(s) plus tolérant(s).

"HAB" Hypothèse du blanchissement adaptatif

L'hypothèse du Blanchissement Adaptatif (Adaptative Bleaching Hypothesis, ABH) a été proposée au début des années 1990 comme un mécanisme d'adaptation rapide (Buddemeier et Fautin 1993). Cette hypothèse stipule que le blanchissement procurerait une opportunité pour le corail d'établir une symbiose avec un nouveau type de *Symbiodinium* plus tolérant au stress exposé (e.g. thermo-tolérant), menant à une meilleure acclimatation de l'holobionte aux conditions environnementales altérées. Cette hypothèse est basée sur 5 principes qui sont : (i) la coexistence de multiples associations corail-*Symbiodinium*, (ii) le degré de flexibilité des associations à la fois chez l'hôte et chez les symbiotes, (iii) les types de *Symbiodinium* sont physiologiquement distincts et influencent fortement la physiologie du corail, (iv) le blanchissement corallien procure l'opportunité pour le corail d'être repeuplé avec un type de symbiote dominant différent, et (v) les holobiontes sensibles au stress ont des avantages compétitifs en conditions normales, qui impliquent une réinversion de la combinaison tolérante sous des conditions non stressantes. De tels changements augmentent la chance de survie sur du long terme chez les coraux et peut expliquer comment jusqu'ici, ils ont survécu à des fluctuations climatiques rémanentes à travers le temps géologique (Pandolfi *et al.* 2011, 1999 ; Buddemeier et Smith 1999). Ayant initialement pour idée que les colonies coralliennes ne possédaient qu'un type d'algue symbiotique, la nouvelle acquisition ne pouvait venir que du milieu environnant, par un '*switching*', et par conséquent impliquer un changement génétique de l'holobionte (Buddemeier et Fautin 1993). Or, le développement de nouvelles techniques de biologie moléculaire, plus sensibles (*i.e.* qPCR) a permis de mettre à jour une association du corail avec plusieurs clades et/ou sous-clades de *Symbiodinium*, simultanément au sein d'une même colonie (e.g. Mieog *et al.* 2007) et dans des proportions très contrastées. Il a donc été reconnu *a posteriori* que le changement des communautés de

symbiotes pouvait s'opérer par modulation interne des types de *Symbiodinium* pré-existants, le 'shuffling' d'un type dominant sensible au stress avec un type présent à l'état de trace mais résistant au stress exposé (Fautin et Buddemeier 2004). Pour les deux voies d'acquisition, le phénomène sera décrit comme une acclimatation, étant donné que même pour une acquisition nouvelle *via* le milieu externe, cela n'implique pas d'évolution génétique durant la vie du corail.

La flexibilité temporelle des associations de *Symbiodinium*, observée lors d'anomalies de températures, a mis en évidence des événements de 'shuffling' entre des types de symbiotes thermo-sensibles et thermo-résistants, à l'échelle du mois jusqu'aux années (Berkelmans et van Oppen 2006 ; Jones *et al.* 2008 ; Thornhill *et al.* 2010). Ces changements de l'abondance relative, génétique et physiologique, des différents types de *Symbiodinium* (Baker 2003), ont été recensés pour plusieurs espèces coralliennes (Toller *et al.* 2001b ; Little *et al.* 2004 ; Chen *et al.* 2005 ; Thornhill *et al.* 2006a) et à différents stades de vie des coraux (Little *et al.* 2004). Pour beaucoup des événements de 'shuffling' recensés, le changement dans la composition des communautés de symbiotes s'est fait dans le sens d'une augmentation du clade D au détriment du clade C, sûrement en lien étroit avec ses propriétés stress-tolérantes (Chen *et al.* 2005 ; Little *et al.* 2004 ; Berkelmans et van Oppen 2006 ; Jones *et al.* 2008). En revanche, les événements d'acquisition de nouveau(x) type(s) de *Symbiodinium* n'ont jamais été clairement identifiés comme provenant du milieu extérieur. Des apports exogènes de symbiotes ont été observés chez un octocoralliaire (Lewis et Coffroth 2004), ou encore chez des coraux artificiellement blanchis puis exposés à des génotypes différents de *Symbiodinium* (Coffroth *et al.* 2010), mais actuellement, à ma connaissance, jamais chez les coraux en conditions naturelles.

III.2 Rôle de l'hôte corallien

Indépendamment des *Symbiodinium*, des résultats suggèrent que le patrimoine génétique de l'hôte corallien joue également un rôle sur l'ensemble de l'holobionte (Baird *et al.* 2009 ; Barshis *et al.* 2010). En effet, une des premières évidences du rôle de l'hôte corallien vient de l'observation de différentes sensibilités inter-spécifiques et/ou intra-spécifiques aux stress environnementaux (e.g. thermique, sédimenteux) et au blanchissement, malgré des communautés de *Symbiodinium* identiques (Edmunds 1994 ; Hoegh-Guldberg et Salvat 1995 ; Marshall et Baird 2000 ; Fitt *et al.* 2001 ; Loya *et al.* 2001 ; Brown *et al.* 2002 ; Stimson *et al.*

2002 ; Douglas 2003 ; LaJeunesse *et al.* 2003 ; Penin *et al.* 2007b). Les effets spécifiques de l'hôte ont également été observés chez des coraux provenant de différents environnements thermiques caractérisés par des physiologies thermo-tolérantes divergentes (Barshis *et al.* 2010). De plus, les coraux sont connus pour la flexibilité de leurs réponses physiologiques (e.g. Gates et Edmunds 1999 ; Salih *et al.* 2000; Dove *et al.* 2001; Stimson *et al.* 2002 ; Prescott *et al.* 2003 ; Dove 2004) et morphologiques (Loya *et al.* 2001) à la lumière et à la température, impliquant des différences de sensibilités.

Face au blanchissement corallien (e.g. lumière et température), l'hôte peut tout simplement se rétracter pour diminuer la part d'énergie solaire reçue (Brown *et al.* 2002). De plus, certains mécanismes cellulaires actifs ont été mis en avant chez l'hôte corallien, tels que l'exocytose et l'apoptose des cellules animales contenant des symbiotes défectueux (Dunn *et al.* 2002 ; Perez et Weis 2006), ainsi que des procédés passifs, tels que la nécrose (Gates *et al.* 1992). Au niveau physiologique, il peut y avoir réduction de l'épaisseur de l'épiderme (Ainsworth *et al.* 2007 ; Padilla-Gamino *et al.* 2012a). En complément, l'hôte pourrait limiter l'exposition de ces symbiotes aux UV et à la chaleur, et donc réduire la photo-inhibition et la sévérité du blanchissement, par différents procédés (cf. Figure 6) :

(i) la production de pigments fluorescents (FP). Ces pigments, apparentés aux protéines fluorescentes vertes (GFP ; Matz *et al.* 1999), sont abondants chez les coraux (e.g. 97% sur la GBR ; Salih *et al.* 1998 ; Salih *et al.* 2000). Des teneurs plus élevées de ces FP sont corrélées aux genres coralliens les plus résistants (*i.e.* *Porites* vs. espèces sensibles d'*Acropora* et de *Pocillopora* ; Salih *et al.* 1998) ou encore à des résistances accrues entre colonies de même espèce (Salih *et al.* 2006), suggérant une nette implication pour la sensibilité. Salih *et al.* (2000, 2006) décrivent un moyen d'action initié par une absorption, puis une dispersion et enfin une évacuation de l'énergie lumineuse des radiations solaires par fluorescence (Salih *et al.* 2000 ; Salih *et al.* 2006) ;

(ii) l'acquisition d'acides aminés de type mycosporines (MAA) connu pour leur effet protection anti-UV. Non synthétisés par les animaux, et donc chez le polype, ils sont pourtant retrouvés en quantité plus importante dans ses tissus que dans ceux des *Symbiodinium* (Shick et Dunlap 2002), suggérant son rôle dans le contrôle de cette répartition ;

(iii) la synthèse d'anti-oxydants (SOD, catalase, acide ascorbique, etc. Dykens et Shick 1982 ; Kühl *et al.* 1995 ; Lesser 2006 ; Desalvo *et al.* 2008 ; Voolstra *et al.* 2009) ;

(iv) un changement de voie d'alimentation (autotrophe vs. hétérotrophe). En conditions de stress, les coraux peuvent favoriser la nutrition hétérotrophe afin de suppléer le

manque énergétique du à la perte de l'activité photosynthétique des *Symbiodinium* (Anthony et Fabricius 2000 ; Grottoli *et al.* 2006 ; Houlbrèque *et al.* 2009) ;

(v) une synthèse de protéines de choc-thermique (HSP). Ces protéines chaperons maintiennent la structure des protéines, permettant d'entretenir les fonctions cellulaires et protègent ainsi les voies cellulaires en condition stressante (Baird *et al.* 2009).

IV OBJECTIFS ET PRESENTATION DE CETTE THESE

Le fait que les coraux puissent s'associer à divers symbiotes semble être un des mécanismes par lequel l'holobionte peut répondre rapidement à un changement environnemental (Buddemeier et Fautin 1993 ; Baker 2003 ; Fautin et Buddemeier 2004 ; Berkelmans et van Oppen 2006 ; Jones *et al.* 2008 ; Baskett *et al.* 2009 ; Correa et Baker 2011).

A ce jour, beaucoup d'études écologiques concernées par le devenir des coraux face aux pressions à échelle globale et locale se sont particulièrement intéressées aux caractéristiques de la symbiose corail-*Symbiodinium* dans des conditions environnementales particulières. Ces études ont permis de mettre en avant une importante flexibilité et diversité des associations algues-coraux. L'idée étant que les coraux s'acclimatent à un stress grâce aux différentes propriétés physiologiques distinctes des clades, voire des sous clades. Néanmoins ces études ont la plupart du temps été faites sans tenir compte des clades cryptiques présents au sein de l'hôte, et cela souvent dans des conditions particulières de stress environnementaux *in vivo* ou *in vitro* (e.g. effet d'élévation de température durant un phénomène de blanchissement massif). Pourtant dans les systèmes naturels, les stress environnementaux interagissent en synergie, et peuvent impliquer des réponses variées selon la combinaison et l'intensité de ces facteurs multiples (e.g. conjonctions d'effets positifs, négatifs et neutres pour l'effet de l'enrichissement du milieu sur la croissance des coraux ; Gil 2013).

Une question persistante et primordiale est de savoir si les coraux et tout son écosystème seront capables de survivre à de telles prévisions et changements climatiques et anthropiques, impliquant de multiples stress en interaction, dans un laps de temps restreint ? Et si oui, comment seront-ils restructurés ('winners' vs. 'losers') ?

Il manque encore beaucoup de connaissances quant aux différentes capacités d'acclimatation des espèces de coraux associées à des sensibilités différentes et à leur capacité

à résister et/ou à résilier *via* leur communauté de *Symbiodinium* (mono ou multi-clades) dans leur milieu naturel (e.g. variations saisonnières, effet anthropique local). Dans ce contexte, peu d'études se sont intéressées aux modifications des communautés de symbiotes à travers une échelle spatio-temporelle longue et régulière (e.g. Thornhill *et al.* 2006a ; LaJeunesse *et al.* 2010 ; Cooper *et al.* 2011 ; Howells *et al.* 2013), ou en suivi régulier lors d'un stress chronique, afin de comprendre si ces dynamiques sont fréquentes, associées ou non à des clades particuliers et/ou à des hôtes particuliers, et si une fois établies, elles sont durables ou provisoires ? De même, les implications des clades cryptiques et les conséquences de leur augmentation en proportion sur la physiologie de l'holobionte en réponse à certaines conditions environnementales (e.g. stress thermique) sont des notions écologiques encore très mal comprises.

C'est dans ce cadre que s'inscrit cette thèse réalisée au Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement. L'objectif étant d'étudier le rôle des organismes associés aux coraux lorsque ceux-ci sont soumis à différents stress : « **Dynamique et flexibilité des clades de *Symbiodinium* associés aux coraux dans différents environnements, naturels et contrôlés** »

L'approche principale de cette thèse a pour but de mieux comprendre les notions de l'Hypothèse du Blanchissement Adaptatif en étudiant la dynamique (bimensuelle) des communautés de *Symbiodinium*, incluant le(s) clade(s) cryptique(s), associées à différentes espèces coralliennes à échelle spatiale et temporelle, dans des environnements variables et contrastés également suivi pour un certain nombre de paramètres environnementaux. Dans une deuxième approche, l'effet d'un stress spécifique, l'augmentation de la pCO₂ (acidification), sur la dynamique des communautés de *Symbiodinium* associées à différentes espèces de coraux est étudié, afin d'évaluer leur rôle éventuel dans la résistance des coraux à l'acidification.

A travers ces deux approches, cette thèse a pour objectif d'identifier les relations entre des conditions environnementales particulières et les communautés de *Symbiodinium* associées au sein de leur hôte corallien. D'après ces relations les objectifs sont :

- d'évaluer la flexibilité des associations corail-*Symbiodinium*
- d'évaluer l'influence des clades de *Symbiodinium* sur la santé du corail, mutualistes *vs.* opportunistes
- d'identifier les réorganisations des populations de *Symbiodinium* dans une communauté

en fonction de paramètre(s) environmental(ux) particulier(s)

- de déterminer l'origine de la dynamique observée: interne par 'shuffling', ou externe par 'switching'.

Après cette introduction générale (**chapitre I**), l'organisation de ce manuscrit s'articule en six chapitres. Le **chapitre II** correspond au matériel et méthodes utilisés pour réaliser l'ensemble des approches à la fois *in vivo* et *in vitro*, les protocoles et les principes des paramètres utilisés durant le suivi, ainsi que la présentation de la mise au point des techniques de biologie moléculaire intégrant à la fois une mini-préparation d'extraction d'ADN et la technique de PCR en temps réel (qPCR) adaptée au modèle complexe des coraux (*i.e.* hôte corallien, *Symbiodinium* et bactéries du genre *Vibrio*). Le **chapitre III**, sous-divisé en 3 parties, présente les résultats obtenus lors du suivi spatio-temporel effectué sur Moorea. Le **chapitre III-1** présente la mise en place du suivi spatio-temporel de la diversité et de la dynamique des clades de *Symbiodinium* associés aux coraux, avec la caractérisation des sites d'étude et des trois espèces coralliennes cibles choisies. Dans un second temps, le **chapitre III-2** expose les résultats qualitatifs et quantitatifs obtenus durant ce suivi des communautés de *Symbiodinium* associées à différentes espèces coralliennes, vivant dans des environnements contrastés et variables. Et enfin, le **chapitre III-3** s'attache au rôle particulier de deux clades de *Symbiodinium*, clades A et D, sur la santé de leur hôte corallien *A. cytherea* et contre une infection bactérienne de *Vibrio spp.*. Dans le **chapitre IV** sont exposés les résultats obtenus sur la réponse des communautés de *Symbiodinium* associées chez des espèces de coraux caractérisées par des sensibilités et flexibilités symbiotiques variées (*i.e.* *Acropora pulchra*, *Pocillopora damicornis*, *Pavona cactus*, et *Porites rus*) face à une exposition de gradient de pressions partielles en pCO₂ (baisse de pH). Pour finir, l'ensemble des résultats et des observations obtenues lors des différentes approches est discuté dans le **chapitre V**.

Chapitre II Matériels, Méthodes et Principes

I CADRE D'ETUDE

I.1 Description géographique

La Polynésie française se situe au Sud de l'océan Pacifique (Figure 13, 17° 30' S, 149°50' O). Celle-ci est constituée de 118 îles et atolls regroupés en 5 archipels: les Marquises, les Tuamotu, les Gambiers, les Australes et la Société, représentant 4 200 km² de terre émergée (Figure 13). Ces territoires, distants les uns des autres et très éloignés du reste du monde, présentent une grande variété d'édifices insulaires, allant des atolls aux îles hautes comprenant récif barrière et récif frangeant. Ainsi, les îles de la Polynésie française constituent un laboratoire naturel et original pour l'étude du fonctionnement des récifs coralliens.

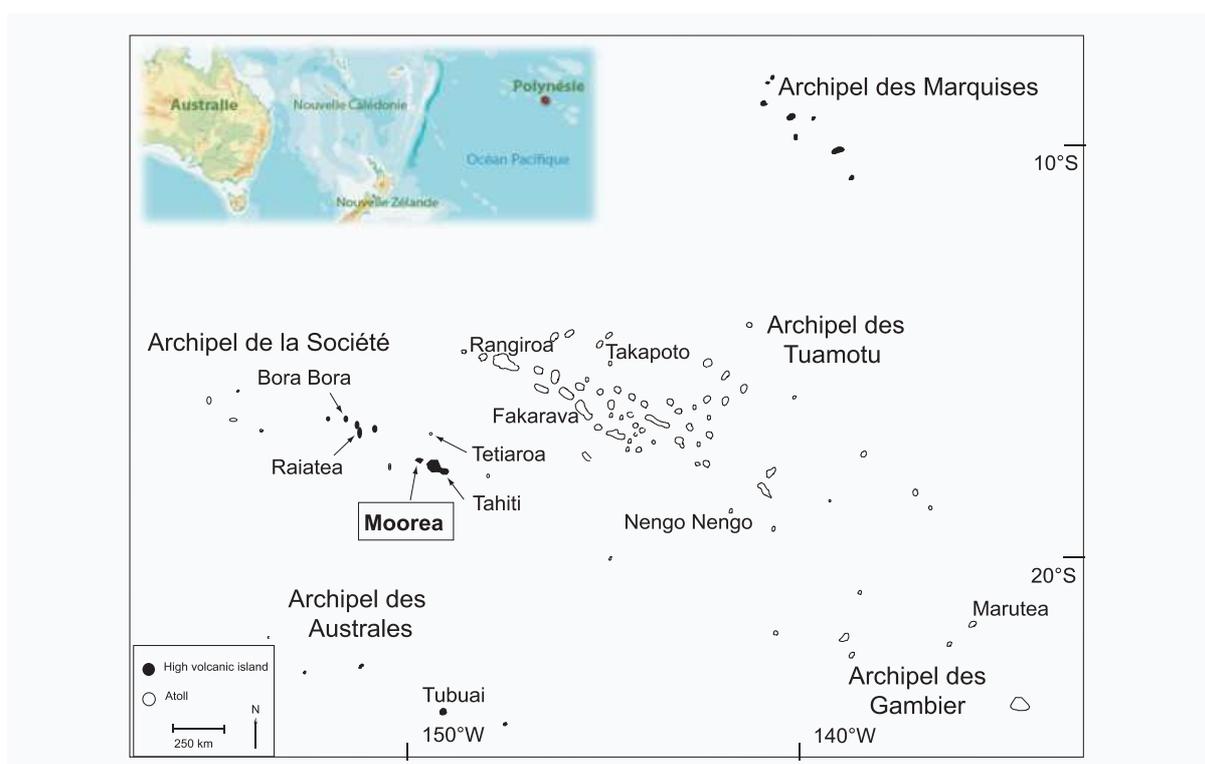


Figure 13 : Localisation géographique de l'île de Moorea, dans l'archipel de la Société.

L'archipel de la Société est de loin le plus peuplé, comprenant les deux îles du Vent les plus développées de Polynésie, Tahiti et Moorea. En effet, tandis que 76 îles de la Polynésie sont inhabitées, près de 75% (recensement de 2012 de l'Institut de la Statistique de la Polynésie française) de la démographie polynésienne est regroupée sur ces deux îles principales, distantes seulement de 17 km, en expansion continue depuis le début du XX^{ème} siècle. Dans le

cadre de cette étude, les sites de suivis sont localisés sur Moorea. Elle s'étend sur 132 km² de superficie, et compte environ 17 434 habitants (recensement ISPF 2012) répartis principalement sur le long des 61 km de côtes. De forme triangulaire et au paysage très découpé, elle se compose de deux baies principales sur la côte Nord, les baies de Cook et d'Opunohu. La côte est protégée par une barrière récifale, interrompue au niveau de 12 passes, réparties tout autour de l'île.

Le climat polynésien est tropical de type maritime humide, marqué par l'alternance de deux grandes saisons: humide et sèche. La première est comprise entre novembre et avril, et subit d'importantes précipitations, tandis que la seconde, comprise entre mai et octobre, est moins pluvieuse et plus fraîche. Les côtes exposées aux alizés d'Est et les sommets sont particulièrement arrosés, à savoir des précipitations pouvant atteindre les 8 m d'eau dans l'année. La majeure partie du temps, la Polynésie est soumise aux alizés de Nord-Est pendant la saison chaude et de Sud-Est (Mara'amu) pendant la saison froide. En saison chaude, le passage de perturbations se traduit le plus souvent par un régime de vent de secteur Ouest. Les courants de surfaces des régions tropicales et sub-tropicales ont surtout pour origine l'action mécanique du vent (Laurent *et al.* 2004).

I.2 Sites d'études

Les récentes perturbations naturelles survenues peu de temps avant le démarrage de cette thèse, à savoir une invasion d'*Acanthaster planci* entre 2003 et 2010 et le passage du cyclone Oli en 2010, n'ont pas permis d'intégrer le suivi de coraux provenant de la pente externe. En effet, l'effet conjugué de ces deux perturbations naturelles a conduit à un changement d'état important du récif, caractérisé par un remplacement des coraux, initialement dominants, par du gazon algal, des macroalgues et des débris coralliens en fin d'année 2010 (*i.e.* suivi des côtes Nord et Ouest ; Kayal *et al.* 2012). Le recouvrement corallien atteignait à peine 5% du recouvrement total. Aussi, dans le cadre de cette étude, l'ensemble des coraux étudiés ont été sélectionnés au niveau du récif frangeant du lagon de Moorea. Cette section du récif est généralement peu profonde, proche de la côte et directement soumise aux apports terrigènes. Les différentes côtes de l'île sont soumises à différentes conditions environnementales, en raison notamment de leur exposition aux régimes de vent et de houle, variables au cours de l'année.

Pour cette thèse, 4 sites ont été choisis sur le récif frangeant (1-2 m de profondeur) pour leurs conditions environnementales et anthropiques contrastées sur différentes côtes de l'île. Deux des sites correspondent à des milieux sous influence anthropisée, car à proximité des activités humaines: le site de Maharepa ('Ma', 17°28'51S, 149°48'15O) exposé à de fortes activités touristiques (e.g. hôtel, activités nautiques) et à proximité de l'embouchure d'une rivière (i.e. apports terrigènes) et le site de Vaiare ('V1', 17°31'11S, 149°46'38O) au pied du quai des ferries (~ 10 ferries par jour). A l'inverse, 2 autres sites ont été sélectionnés pour leur éloignement des influences humaines : le site de Vaiare 3 ('V3', 17°30'753S, 149°46'41O) et le site de Linareva ('Li', 17°33'197S, 149°53'78O). Le choix et la caractérisation de ces sites sont détaillés dans le **chapitre III**.

II ESPECES ETUDIEES

II.1 Poritidae: *Porites rus*

La famille des Poritidae est bien représentée sur l'ensemble de l'Indo-Pacifique. Elle regroupe les coraux du genre *Porites*, caractérisés par une grande résistance face à diverses perturbations, et donc faiblement concernés par les phénomènes de blanchissement (McClanahan *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007b), les cyclones (De'ath et Moran 1998 ; Adjeroud *et al.* 2005) ou encore les invasions d'étoiles de mer corallivores du type *Acanthaster planci* (Faure 1989 ; De'ath et Moran 1998 ; Pratchett *et al.* 2009 ; Kayal *et al.* 2011). En terme de stratégie de développement, le genre *Porites* investit peu dans la production et la dispersion des œufs (Adjeroud *et al.* 2007; Penin 2007). Malgré cette compétitivité d'expansion et de propagation (espace, espèces de coraux, etc.) plus faible au regard d'autres genres coralliens (Connell *et al.* 2004), leur plus grande résistance et stabilité, face aux conditions environnementales, leur permet de compenser cette faiblesse.

Dans cette étude, nous ciblerons les coraux *P. rus* (Figure 14 a,b). Cette espèce, de morphologie branchue, se retrouve dans des environnements variés (Jaubert, 1977), notamment autour de Moorea dans le lagon où elle est observée abondamment.

II.2 Pocilloporidae: *Pocillopora damicornis*

Les Pocilloporidae représentent une famille également largement distribuée au niveau de tout l'Indo-Pacifique (Véron 2000). Leur spécificité morphologique se caractérise par des formations squelettiques particulières, appelées verrues, qui sont en fait des protubérances de 1 à 5 mm composées de plusieurs calices. Au niveau de leur stratégie de développement, le genre *Pocillopora* suit une croissance rapide et investit largement dans la production et la dispersion des larves déjà zooxanthellées par transfert maternel (Adjeroud *et al.* 2007 ; McClanahan *et al.* 2007 ; Penin 2007; Van Woesik *et al.* 2012). Les capacités compétitrices et la sensibilité aux perturbations (e.g. température, prédateurs) chez les *Pocillopora* sont intermédiaires entre celles des genres *Acropora* et *Porites* (Harriott 1999 ; Connell *et al.* 2004; McClanahan *et al.* 2007 ; Adjeroud *et al.* 2009).

Dans cette étude, nous nous intéresserons à *P. damicornis* (Figure 14 c,d) car c'est une espèce modèle utilisée comme "rat de laboratoire", due à son abondance, sa croissance rapide, son taux de reproduction intensif (*i.e.* larves planula; Schmidt-Roach *et al.* 2012b) et à sa plasticité phénotypique (Flot *et al.* 2010; Pinzón et LaJeunesse 2011; Schmidt-Roach *et al.* 2012a,b). Parmi le genre *Pocillopora*, cette espèce est particulièrement sensible aux pressions naturelles et anthropiques et de ce fait très étudiée, représentant ainsi une espèce sentinelle utile pour diagnostiquer l'état de santé d'un récif (Gates *et al.* 1992; Stimson *et al.* 2002; Hashimoto *et al.* 2004; Vidal-Dupiol *et al.* 2009). L'habitat de *P. damicornis* se trouve en eaux peu profondes et confinées et donc principalement dans le lagon au niveau du récif frangeant.

II.1 Agariciidae : *Pavona cactus*

La famille des Agariciidae regroupe le genre *Pavona*, pouvant être de forme foliacée entre autres, largement distribuée dans les océans Pacifique et Indien (Véron 2000).

L'espèce *P. cactus* (Figure 14 e,f), de forme foliacée, est relativement abondante dans le lagon de Moorea et cela principalement au niveau du récif frangeant. Peu d'informations sont disponibles sur cette espèce, notamment sur sa sensibilité, sa croissance et ses compétences de reproduction, celle-ci étant rarement étudiée. Néanmoins, elle a été choisie dans cette étude pour ses particularités morphologiques, à savoir un squelette de forme foliacé, fin et non-perforant.

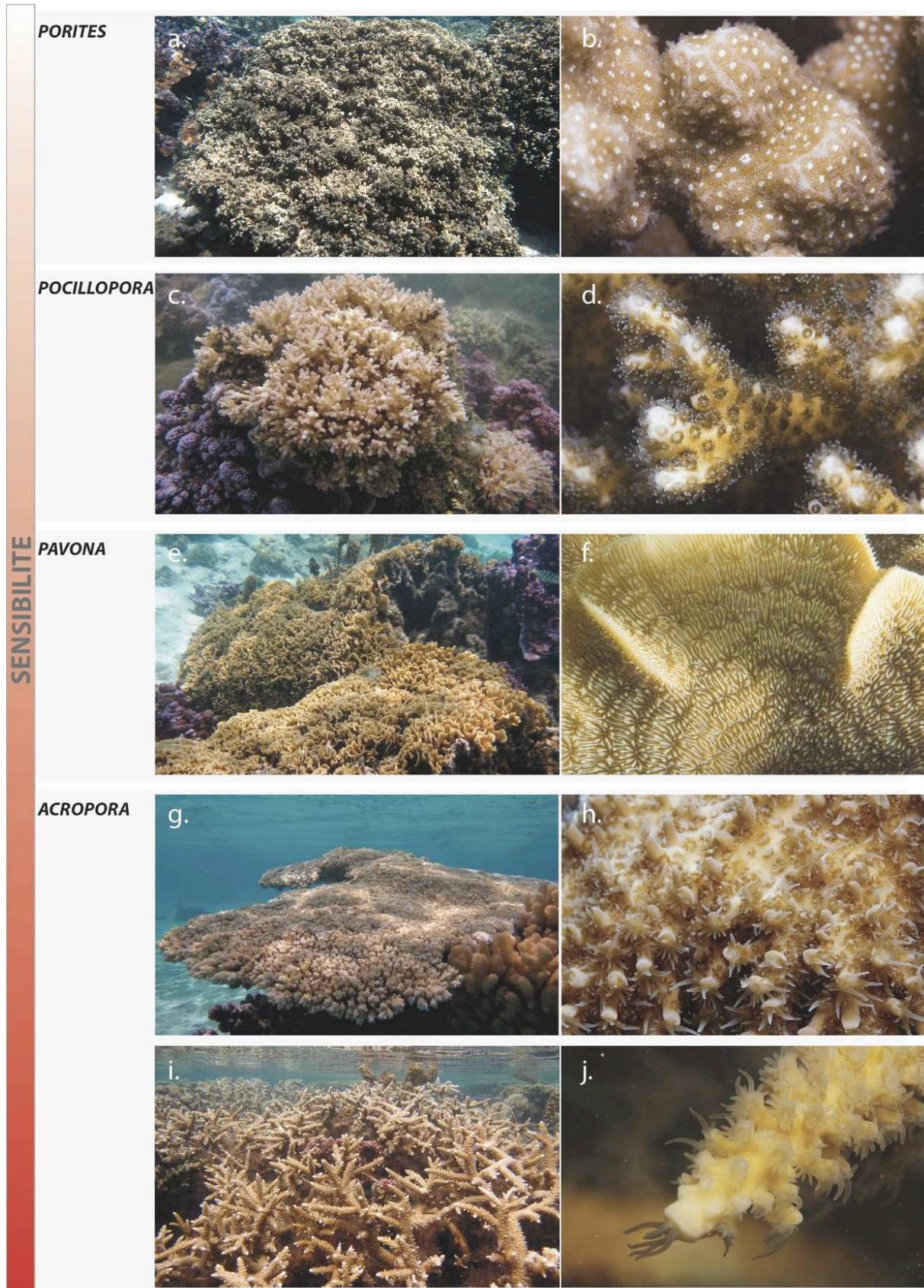


Figure 14 : Photographies *in situ* des espèces de coraux étudiées, illustrées de gauche à droite en format paysage et en macro (© P. Bosserelle), respectivement : a) et b) *P. rus*, c) et d) *P. damicornis*, e) et f) *P. cactus*, g) et h) *A. cytherea*, i) et j) *A. pulchra*.

II.1 Acroporidae: *Acropora cytherea* & *Acropora pulchra*

Les Acroporidae, représentent la troisième famille de coraux la plus représentée au niveau de l'Indo-Pacifique. Les coraux du genre *Acropora* sont largement connus comme étant les plus sensibles aux perturbations à la fois naturelles et anthropiques (Faure 1989 ; De'ath et Moran 1998 ; McClanahan *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007 b ; Pratchett *et al.* 2009 ; Anthony *et al.* 2008 ; Albright *et al.* 2010). Ils possèdent un taux de croissance élevé ainsi qu'une bonne compétitivité pour l'espace et les ressources sur le récif (Stimson 1985 ; Hariott 1999 ; Baird et Hughes 2000 ; Connell *et al.* 2004). Leur taux de recrutement est relativement faible, entre celui des *Pocillipora* et des *Porites* (Adjeroud *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007).

Dans cette étude, nous étudierons comme représentantes des Acroporidae, les espèces *A. cytherea* (Figure 14 g,h) de forme tabulaire et *A. pulchra* (Figure 14 i,j) de forme branchue. Ces deux espèces se retrouvent également dans le lagon et plus particulièrement au niveau du récif frangeant.

III CARACTERISATIONS ENVIRONNEMENTALES DES SITES

III.1 Paramètres chimiques de l'eau de mer

L'ammonium (NH_4^+) est quantifié d'après la méthode de Holmes *et al.* (1999), utilisant un réactif composé d'*o*-phthaldialdéhyde (OPA). Pour chaque point d'échantillonnage, un volume de 2 mL de réactif OPA (procédure détaillée dans l'ouvrage de Aminot et Kerouel 2007) est ajouté directement après prélèvement des échantillons d'eau de mer de 40 mL en triplicat. Après 6h d'incubation à température ambiante, le dérivé iso-indol produit est dosé à l'aide d'un fluorimètre Turner TD-200 équipé d'un filtre d'excitation à 365 nm et d'un filtre de réception entre 410 et 600 nm. L'estimation des teneurs en NH_4^+ est effectuée d'après des courbes étalons, établies concomitamment avec les échantillons, à partir de solutions de concentrations de NH_4^+ connues. Cette méthode estime un coefficient de variation entre répliquat allant de 30% pour les sites les plus oligotrophes ($\text{NH}_4^+ < 10 \text{ nM}$) à 5% pour les sites les plus eutotrophes ($\text{NH}_4^+ > 500 \text{ nM}$).

Le phosphate (PO_4^{2-}) est quantifié d'après la méthode décrite par Murphy and Riley (1962), basée sur la teneur en bleu de molybdène, obtenu par réaction avec le molybdate et réduction subséquente avec de l'acide ascorbique. Directement après le prélèvement de 5 répliquats de 20 mL d'eau de mer, les échantillons sont traités par ajout de chlorure de mercure (20 μL

d'HgCl₂ à 20 mg/L) afin d'inactiver les micro-organismes, puis conservés à 4°C jusqu'à la quantification. L'analyse s'effectue ensuite par l'ajout en simultané dans chacun des échantillons du réactif contenant du molybdate (1,6 mL), et de l'acide ascorbique (0,8 mL), selon la procédure décrite dans l'ouvrage de Aminot et Kerouel (2007), suivi d'une incubation de 20 minutes avant une lecture au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 885 nm. L'estimation des teneurs en PO₄²⁻ s'effectue également à l'aide de courbes standard, réalisées avant chaque nouvelle quantification.

Les nitrates (NO₃⁻), nitrites (NO₂⁻) et silicates (Si(OH)₄) ont été quantifiés par une méthode colorimétrique au Technicon Autoanalyzer III system, à la plate-forme du vivant du centre IRD de Nouméa en Nouvelle-Calédonie. Comme indiqué précédemment, l'activité des micro-organismes a été stoppée par empoisonnement de l'ensemble des échantillons d'eau de mer de volume de 20 mL, prélevés en triplicat, par ajout de 20 µL d'HgCl₂ avant leur envoi.

III.2 Paramètres biologiques de l'eau de mer

Les teneurs en **chlorophylle *a*** (chl *a*) des échantillons d'eau de mer ont été déterminées en triplicat, comme proxy pour le phytoplancton, dissociés en deux fractions de taille, pico- (< 2 µm) et nano-micro (> 2 µm). Les échantillons d'eau de mer (500 mL) ont été filtrés sur des filtres Millipore (2 µm), puis sur des filtres GF/F (0,7 µm), permettant ainsi le fractionnement par taille. La chl *a*, contenue dans les cellules du phytoplancton retenues sur chacun des filtres, a été extraite à l'éthanol 96% (5 mL) durant 5h à l'obscurité et à 4°C, selon la procédure décrite par Wasmund *et al.* (2006). Les mesures ont été effectuées sur un spectrofluorimètre (Turner Designs 700 fluorometer), initialement calibré selon une gamme de concentration étalon de chlorophylle *a*.

III.3 Variables physiques et météorologiques

Température. Le suivi de la température des eaux a été effectué sur les différents sites d'étude, avec des enregistreurs permanents (HOBO Water Temp Pro, Onset Computer Corp. Bourne, Massachusetts, USA; précision ± 0,2 °C). Ces enregistreurs ont été déployés entre 0,5 et 1,5 m, hauteurs représentatives de celles des coraux suivis, avec un intervalle de mesure toutes les 5 minutes, durant la totalité du suivi de 18 mois.

Irradiance. L'intensité lumineuse (lux :SI) reçue sur chaque site a été évaluée avec des enregistreurs (HOBO® Pendant Temperature/Light Data Logger) fixés près de ceux déployés pour la température. Deux séries d'enregistrement, à intervalle de 5 minutes, ont été effectuées aux différentes saisons sèches et humides pendant 7 jours chacune. Les mesures utilisées ont seulement été utilisées comme indicateur d'irradiance, étant donné qu'elles ne représentent que 30% environ des radiations actives photosynthétiques (PAR, 400-700 nm).

La sédimentation sur chaque site a été évaluée à l'aide de trois trappes à sédiment permanentes, correspondant à des tubes en PVC (40 cm de haut et 58 mm de diamètre). Elles ont permis de capturer les particules sédimentaires dans la colonne d'eau. Les sédiments cumulés chaque mois ont été récupérés dans des contenants séparés, puis filtrés après une phase de décantation sur des filtres GF/F au laboratoire. Les filtres ont été séchés à l'étuve durant 48h à 60°C et pesés. Le taux de sédimentation ($\text{mg.jr}^{-1}.\text{cm}^{-2}$) a été calculé en divisant le poids sec de sédiment (mg) par le temps d'exposition dans l'eau (jours) et par l'aire du cylindre ($26,41 \text{ cm}^2$).

Des analyses de pesticides et d'hydrocarbures ont été effectuées dans les sédiments. Pour chacun des sites d'étude, le procédé d'échantillonnage a été effectué en mars 2011 par trois prélèvements de sédiment de surface, situés au plus proche des coraux marqués, répartis dans des bouteilles Nalgène opaques de 250 mL. Les sédiments ont ensuite été congelés, puis lyophilisés. 100g de sédiments d'un réplikat par site a été envoyé pour une analyse préliminaire, dans les laboratoires de Hill, en Nouvelle-Zélande.

La pluviométrie a été obtenue d'après les données de météo France. Celles-ci sont exprimées en précipitations journalières (mm.jr^{-1}) sur différentes stations autour de Moorea, choisies pour leur proximité avec les sites d'étude : la station Haapiti-1 ($17^{\circ}33'9$) près du site de Linareva 'Li', la station Paopao-1 ($17^{\circ}31'4$) près du site de Maharepa 'Ma' et la station Teavaro ($17^{\circ}30'6$) localisée près de Vaiare et donc des sites 'V1' et 'V3'.

III.4 Composantes benthiques

La composition benthique sur les différents sites a été estimée par la méthode des transects points intercepts. Sur chacun des sites, 6 transects de 20 m ont été déployés parallèlement à la côte et accolés au substrat benthique. Sur ces lignes d'eau, un relevé du benthos (e.g. coraux, algues, turf) a été enregistré tous les 40 cm, soit 300 points par site, au plus bas niveau taxonomique possible. Les données recueillies sont d'abord classées par

groupe benthique: (i) corail (« CORAL »), (ii) macroalgues (« MALG »), (iii) gazon algal ou turf (« TURF »), (iv) sable (« SAND »), (v) débris (« DEB ») et (vi) algues encroûtantes calcaires sur roche (« CCA »). Puis, la communauté corallienne a été identifiée au niveau du genre, afin d'estimer et de comparer leur fréquence et leur représentativité entre les différents sites.

IV APPROCHES EXPERIMENTALES

IV.1 Suivi spatio-temporel autour de Moorea

Un suivi spatio-temporel de 18 mois a été effectué entre février 2010 et août 2012. Le suivi des communautés de *Symbiodinium* a été réalisé sur des colonies coralliennes marquées (~10 colonies par espèce) appartenant à trois espèces de sensibilités différentes, *Acropora cytherea*, *Pocillopora damicornis* et *Porites rus* (Figure 14 ; Tableau 3).

Tableau 3 : Périodes d'échantillonnage des différents paramètres biologiques, physiques et chimiques durant le suivi spatio-temporel de Moorea entre février 2010 et août 2012. Les croix (x) représentent les points d'échantillonnage.

Paramètres	Echantillonnage																		
	fév	mar	avr	mai	ju	ju	aoû	sep	oct	nov	déc	jan	fév	mar	avr	mai	ju	ju	aoû
	2011											2012							
Biologique																			
<i>Symbiodinium</i>																			
<i>P. damicornis</i>	x		x		x		x		x		x		x		x		x		x
<i>A. cytherea</i>	ND		ND		x		x		x		x		x		x		x		x
<i>P. rus</i>	ND		ND		ND		ND		x		x		x		x		x		x
<i>Phytoplankton</i>																			
nano-micro	x		x		x		x		x		x		x		x		x		x
pico-	x		x		x		x		x		x		x		x		x		x
Physico-chimique																			
Sédimentation	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Température	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
pluviométrie	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Ammonium	x		x		x		x		x		x		x		x		x		x
Phosphate	x		x		x		x		x		x		x		x		x		x
Silicates			x		x		x		x		x		x		x		x		x
Nitrates			x		x		x		x		x		x		x		x		x
Nitrites			x		x		x		x		x		x		x		x		x

Le choix de ces espèces particulières s'est justifié d'après des tests génétiques, effectués au

préalable, assurant une composition multi-clades de leurs communautés de *Symbiodinium* (voir Chapitre III partie II). L'échantillonnage de chacune des colonies marquées dans les quatre sites d'étude a été fait à une fréquence bimestrielle, temps minimum estimé pour les maintenir vivantes tout au long du suivi (*i.e.* stress lors des prélèvements et risques de détachement des colonies). Les prélèvements ont été effectués sur les dix colonies de chaque espèce sur chaque site, toujours en position apicale des colonies, afin de limiter la variation de distribution intra-hôte des communautés de *Symbiodinium* (e.g. exposition à la lumière non homogène des branches d'une colonie ; Rowan *et al.* 1997 ; Ulstrup *et al.* 2007). Parallèlement, les données environnementales chimiques et biologiques ont été recueillies (Tableau 3).

IV.2 Effet de la pCO₂

IV.2.1 Organismes d'étude, récoltes et acclimatation

Les quatre espèces coralliennes choisies pour cette expérimentation sont *Acropora pulchra*, *Pocillopora damicornis*, *Porites rus* et *Pavona cactus* (Figure 14).

L'échantillonnage des fragments de l'ensemble de ces espèces a été effectué sur le récif frangeant, à une profondeur comprise entre 1 et 2 m. Pour chaque espèce de corail, six boutures sur six colonies mères différentes ont été prélevées, soit trente-six fragments par espèce. Directement après la récolte, les fragments maintenus en immersion ont été transportés à la station américaine GUMP pour être fixés à l'époxy (colle Z-Spar A 788) sur des carrés de grillages plastiques, annotés selon l'identité de la colonie mère, puis laissés une nuit en acclimatation dans des bacs à flux continu d'eau de mer, afin d'éliminer des toxines contenues dans la colle. Enfin, l'ensemble des boutures ainsi constitué a été placé durant deux semaines dans un bassin d'acclimatation (1000 L) en circuit ouvert d'eau de mer pré-filtrée à 100 µm (10 L.min⁻¹, Aqualogic, e.g. Comeau *et al.* 2013) et rotatif (effet emplacement réduit), spécialement conçu pour mimer le plus possible des conditions naturelles lagunaires (e.g. Comeau *et al.* 2013) : (i) température de ~27°C équivalent à la moyenne sur l'année, (ii) un cycle journalier jour/nuit 12:12, et (iii) une luminosité de 700 µmol photons m².s⁻¹. Ces mêmes paramètres (température, éclaircissement et cycle journalier) ont été appliqués dans les aquariums d'expérimentation. Cette procédure de prélèvements a été effectuée sur deux séries

consécutives, faisant un total final par espèce de 72 boutures, provenant de 12 colonies mères distinctes.

IV.2.2 Modèle expérimental de l'incubation à différents niveaux de pCO_2

Le modèle expérimental est schématisé sur la Figure 15. Après les 2 semaines d'acclimatation, les 36 boutures d'une même espèce corallienne ont été réparties dans six aquariums "mésocosmes" à des concentrations de pCO_2 distinctes, en prélevant aléatoirement une bouture de chaque colonie donneuse par condition (*i.e.* effet intra-spécifique). Les conditions de pCO_2 des mésocosmes ont été définies au regard du bilan et des différentes prévisions établies pour 2100 par l'IPCC (2007). Un gradient composé d'une pCO_2 d'eau de mer correspondante à l'aire pré-industrielle de 280 ppm, de la valeur actuellement enregistrée à 380 ppm, de trois concentrations supérieures d'après un scénario prévisionnel de faible augmentation à 550 ppm, d'une augmentation modérée à 800 ppm et d'une forte augmentation à 1050 ppm et enfin, d'une concentration extrême à 2300 ppm, a ainsi été établi. Les valeurs réelles de pressions partielles en pCO_2 lors de l'expérience ont été légèrement modifiées (cf. **Chapitre IV**). Cette dernière valeur correspond à la valeur seuil de $\Omega_{\text{aragonite}}$ conduisant à une vitesse de calcification inférieure à celle de la dissolution. L'enrichissement en CO_2 a été fait par un système solénoïde contrôlé de régulation de gaz (Model A352, Qubit Systems), mixant du CO_2 pur et de l'air ambiant. Un système indépendant était attribué à chaque mésocosme pour délivrer les différentes concentrations de pCO_2 .

Chacune des espèces coralliennes a été incubée à l'une des concentrations de pCO_2 pendant une durée de 2 semaines. Deux séries d'expériences indépendantes ont été nécessaires pour réaliser cette étude. Une série d'expériences correspondait à 2 blocs de 6 mésocosmes (150 L tanks; Aqualogic, San Diego), chaque bloc étant attribué à une espèce corallienne. Les mésocosmes étaient confinés dans les mêmes conditions que celles décrites pour la phase d'acclimatation (e.g. température, salinité, oxygène), avec un apport d'eau de mer du lagon de $100 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ et différentes pCO_2 (2 mésocosmes par concentration, de 280 ppm à 2 300 ppm). Chaque mésocosme contenait 6 boutures, chacune correspondant à une colonie mère différente de la même espèce corallienne. Les espèces *A. pulchra* et *P. rus* ont été étudiées lors des deux premières série d'expériences, notées S1 et S2, *P. cactus* et *P. damicornis* dans les deux séries suivantes, S3 et S4.

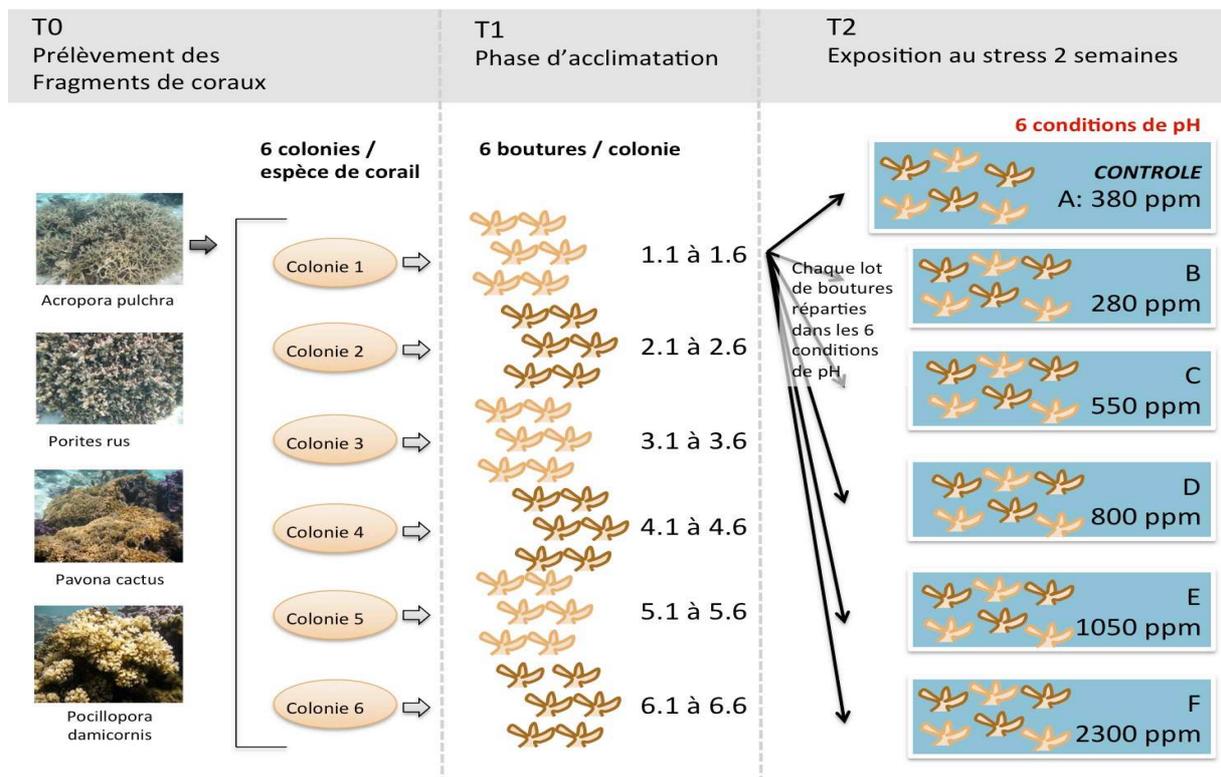


Figure 15 : Plan expérimental de l'expérience d'incubation à différentes pCO₂ (théoriques mais voir les concentrations dans l'expérience), correspondant à une série d'expérience, réalisées au nombre de deux pour chacune des 4 espèces : *A. pulchra*, *P. rus*, *P. cactus* et *P. Pocillopora*. Exemple d'une série d'expérience sur *A. pulchra* : prélèvement de 6 boutures sur 6 colonies mères différentes, mis en période d'acclimatation (T1) pendant 2 semaines, puis période d'exposition d'une bouture par colonie mère à différentes conditions de pCO₂.

IV.2.3 Variables physiologiques des algues symbiotiques

Afin d'apprécier l'état de santé des coraux, et plus particulièrement l'activité des *Symbiodinium* sous l'effet d'une concentration de pCO₂, deux bio-marqueurs ont été utilisés : l'activité photosynthétique et la teneur en chlorophylle.

IV.2.3.1 Activité photosynthétique: fluorescence chlorophyllienne

IV.2.3.1.a Le principe

La fluorescence chlorophyllienne est un phénomène de renvoi d'une partie de l'énergie lumineuse incidente captée par les pigments durant la photosynthèse. L'essentiel de cette fluorescence, produite avant toute conversion en énergie photochimique ou perte de chaleur,

provient du photosystème II (PSII), tandis que le photosystème I (PSI) n'y participe quasiment pas. Cette fluorescence chlorophyllienne peut être évaluée par la méthode de PAM-fluorométrie (Pulse amplitude Modulation-fluorométrie ; Schreiber and Bilger 1993). Il s'agit de mesurer la réémission de fluorescence du PSII dans différentes conditions (Figure 16).

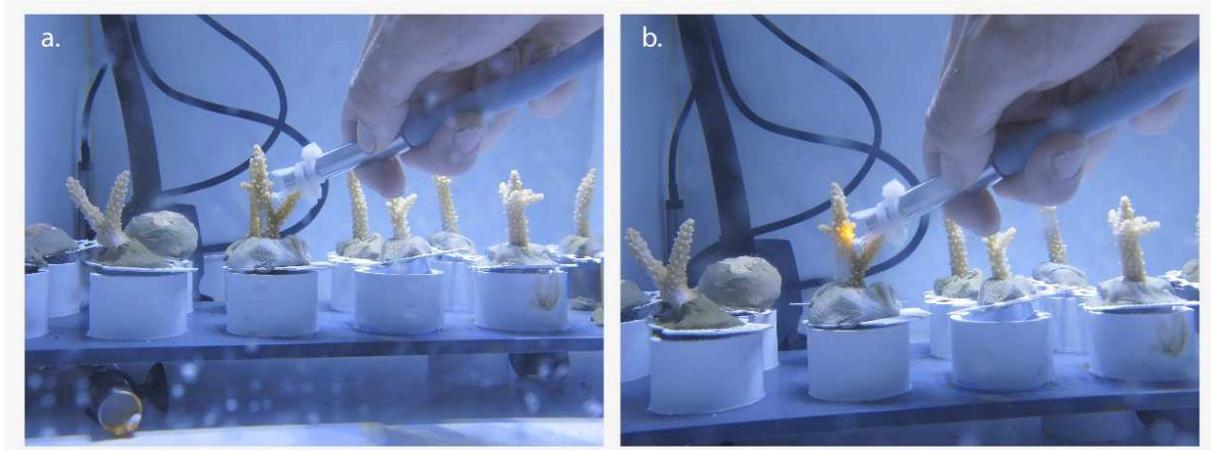


Figure 16 : Procédure pour évaluer l'activité photosynthétique des zooxanthelles par méthode de PAM-fluorimétrie, a) avant excitation lumineuse et b) pendant excitation lumineuse.

Durant une phase obscure, où les centres réactionnels sont ouverts et prêts à absorber un maximum de lumière, une faible émission d'énergie provoquée par le PAM-fluorimètre entraîne une réémission de fluorescence minimale, soit F_0 ou fluorescence de base. Le F_0 peut servir de proxy de la densité des zooxanthelles (Jones 2004) ou de la teneur en chlorophylle *a* (Barranguet et Kromkamp 2000, Eggert *et al.* 2006). A l'opposé, la fluorescence maximale F_m est estimée après exposition à un flash saturant dans des conditions de photochimie inactive. D'après ces deux mesures l'efficacité photosynthétique peut être calculée selon l'équation : $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, avec F_v décrit comme la fluorescence variable. Plusieurs études antérieures ont montré que le rapport F_v/F_m est un bon indicateur de photo-inhibition chronique (Gorbunov *et al.* 2001), les coraux blanchis montrant des valeurs réduites de F_v/F_m par exemple (Warner *et al.* 1999 ; Fisher *et al.* 2012).

Suivant le même principe, mais en condition d'éclairement naturel, l'efficacité photosynthétique effective est estimée d'après le rapport F_v'/F_m' . Le niveau de fluorescence est variable jusqu'à une valeur stable F_t , supérieure à F_0 . L'application d'un flash saturant permet d'accéder au F_m' , inférieur à F_m . L'efficacité photosynthétique effective se calcule d'après l'équation : $F_v'/F_m' = (F_m' - F_t)/F_m'$.

L'activité photochimique active en phase d'éclairement implique qu'une partie des PSII soit fermée et donc avec un rapport F_v'/F_m' inférieur à F_v/F_m . En condition de stress, les efficacités

photosynthétiques maximales et effectives du PSII diminuent (Jones *et al.* 1998, Warner *et al.* 1999), servant ainsi de bon indicateur d'état de santé des coraux.

IV.2.3.1.a Efficacité du PSII

L'effet de la pCO₂ sur la santé des boutures des différentes espèces de coraux a donc été évalué par la méthode de PAM-fluorométrie. Les efficacités photosynthétiques maximales (F_v/F_m) et effectives (F_v'/F_m') ont été mesurées pour chacune des boutures, en condition d'obscurité (1h après le coucher du soleil) et de jour, respectivement. Afin de limiter les variations, pour chaque bouture, les mesures ont été prises à 1 cm des tissus coralliens (Figure 16) du même côté de la bouture (repère sur les socles des boutures) : avant (T0), pendant (semaine 1 : T1) et après (semaine 2 : T2) l'incubation à une concentration donnée de pCO₂.

IV.2.3.2 Teneurs en chlorophylles et densités des *Symbiodinium* dans les tissus coralliens

Egalement utilisées comme indicateur de l'état de santé des coraux, les teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂ ont été évaluées par la technique d'extraction à l'acétone 100% (Jeffrey et Humphrey 1975). Après 2 semaines de culture dans les différentes conditions de pCO₂, l'ensemble des boutures, appartenant aux différentes espèces de coraux, a été congelé à -40°C jusqu'au traitement des extractions des chlorophylles (conservation maximum de 4 mois). Pour chaque fragment corallien, la séparation des tissus du squelette calcaire a été faite par pilage au mortier (Grottoli *et al.* 2004), le choix de cette méthode étant important pour des espèces à squelette perforé (e.g. *P. rus* ; Edmunds et Gates 2002). Par succession de courtes étapes de resuspension dans de l'eau de mer filtrée (0,45 µm, filtre GF/F) /vortex/décantation (30 sec / 30 sec), le mélange de tissus corallien (*i.e.* polype, *Symbiodinium* et micro-organismes) contenu dans le surnageant a été prélevé et isolé dans un nouveau tube, afin d'assurer une préparation contenant le moins de débris calcaires possible. Après une étape de centrifugation (20 min à 14 000 rpm) pour concentrer l'homogénat tout en gardant la totalité des composants des tissus coralliens, le surnageant contenant l'eau de mer a été retiré, puis le culot resuspendu dans 7 à 8 mL d'eau de mer filtrée (*i.e.* GF/F : 0,45 µm). Pour les chlorophylles, 1 mL d'homogénat a été récupéré et placé dans un nouveau tube de 2 mL, puis centrifugé 3 minutes à 12 000 rpm (4°C). Le culot contenant les zooxanthelles a été repris dans 1 mL d'acétone à 100% et incubé à l'abri de la lumière pendant 24H à 4°C. Une

première lecture des teneurs en chlorophylles *a* (chl *a*) et chlorophylles *c*₂ (chl *c*₂) a été effectuée sur chaque fraction acétone à une absorbance de 630 nm, 663 nm et 750 nm (blanc). Afin d'assurer l'extraction totale des pigments, ce processus a été répété sur une seconde période de 24h avec renouvellement de l'acétone à 100%. Les concentrations en chlorophylles (µg.ml⁻¹) ont été calculées après 24H et 48H d'après les équations de Jeffrey et Humphrey (1975) suivantes:

$$[\text{chl } a] = (11,43 \times (\text{Abs}_{663} - \text{Abs}_{750})) - (0,64 \times (\text{Abs}_{630} - \text{Abs}_{750}))$$

$$[\text{chl } c_2] = (27,09 \times (\text{Abs}_{630} - \text{Abs}_{750})) - (3,63 \times (\text{Abs}_{663} - \text{Abs}_{750}))$$

Ainsi, pour chacune des boutures de coraux, les concentrations de chl *a* et chl *c*₂ estimées à 24h et 48h ont été additionnées pour donner une estimation globale de la concentration en chlorophylle.

Afin de normaliser les teneurs en pigments, le poids sec total des *Symbiodinium* (mg.mL⁻¹) ainsi que leur densité pour chaque bouture corallienne ont été estimés à partir des homogénats. L'estimation de la biomasse de tissus corallien a été obtenue par filtration de 7 mL d'homogénat de tissus corallien sur un filtre GF/F, le filtrat mis à sécher à l'étuve (60°C) plus de 24h et ensuite pesé. Les comptages de densité de zooxanthelles ont été effectués sur des volumes de 250 µL d'homogénat dilués au 1/5^{ème} dans une eau de mer filtrée et formolée pour la fixation des échantillons. Six comptages consécutifs sur une cellule de numérotation de Thoma (ensemble de la plaque soit 25 carrés) ont été effectués pour estimer une densité moyenne du nombre de *Symbiodinium* par µL d'homogénat.

V OUTILS DE BIOLOGIE MOLECULAIRE

V.1 Extraction d'ADN total de corail

Une mini-préparation d'extraction d'ADN a été mise au point afin de minimiser la quantité de matériel prélevé sur les colonies coralliennes, indispensable pour la survie des coraux lors de suivis à long terme impliquant des échantillonnages réguliers.

V.2 Stratégie d'échantillonnage et de prélèvement des tissus

Les prélèvements de tissus coralliens de différentes espèces de coraux ont été effectués, soit sur des colonies coralliennes (e.g. suivi temporel *in situ*), soit sur des boutures de coraux

(e.g. expériences *ex situ*). Etant donné la différence d'échelle entre ces deux types de prélèvement, des stratégies d'échantillonnages spécifiques ont été mises en place.

Le prélèvement de matériel biologique sur colonie corallienne s'est fait sur des fragments de petites tailles (0,5-1 cm³), prélevés directement dans des tubes de 1,5 mL. Pour les espèces coralliennes ayant des branches fines, le tube a été directement placé sur des extrémités de branches, ensuite détachées par un effet levier avec le tube (e.g. cas des branches fines pour *P. damicornis*). En revanche, les espèces de coraux plus massives ont été échantillonnées à l'aide de sachets plastiques à usage unique, utilisés comme un gant pour le prélèvement manuel de fragments de petites tailles (e.g. *P. rus*). Chacun des échantillons coralliens prélevés a été préservé dans de l'éthanol (EtOH) à 80% à une température de -20°C, jusqu'à extraction de l'ADN.

Pour les prélèvements sur boutures de coraux (~4-6 cm), les tissus coralliens ont été échantillonnés par raclage à l'aide d'une lame de scalpel stérile, puis directement placés dans un tube de 1,5 ml contenant de l'EtOH 80%. Entre chaque échantillon d'une même espèce corallienne, la lame était nettoyée à l'alcool et/ou remplacée entre les différentes espèces de coraux. Cette technique permet de prélever les tissus coralliens sur une surface réduite, limitant le stress de la bouture.

V.3 Choix de la technique d'extraction d'ADN

Le choix de la méthode d'extraction d'ADN a nécessité plusieurs tests, afin de sélectionner la plus optimale parmi les différents protocoles disponibles dans la littérature (Hoarau *et al.* 2007 ; Loram *et al.* 2007 ; Rowan et Powers 1991 ; Thornhill *et al.* 2006a ; Mieog *et al.* 2009), intégrant à la fois des techniques différentes (e.g. kits, robots à billes, manuel) et des produits d'extraction différents (e.g. phénol, Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide (CTAB) 1% ou 2%, Sodium Dodecyl Sulfate (SDS)).

Le choix de la technique s'est basé sur une méthode entraînant le moins de perte possible, à savoir l'utilisation d'un tampon de lyse dans le tube initial, limitant ainsi la perte de matériel biologique et les risques de contamination entre échantillons. Ainsi, les tests impliquant le broyeur à bille (cassure mécanique des fragments de coraux) ou encore des kits d'extraction sur colonnes (Qiagen), n'ont donc pas été retenus, les rendements et la qualité de l'ADN extrait *in fine* n'étant pas meilleure. Par ailleurs, l'emploi du tampon de lyse CTAB 2X avait été testé par Mieog *et al.* (2009) qui avait décrit des qualités d'extractions supérieures à celles

obtenues avec le tampon SDS. Ce tampon a donc été retenu après vérification. En complément, afin d'optimiser la quantité d'ADN extraite, une étape a été ajoutée au protocole établi, correspondant à des cycles de chocs thermiques (congélation/décongélation dans de l'azote liquide et/ou carboglace). Cette étape a pour but de faire éclater les cellules des tissus vivants et facilitent ainsi l'extraction d'ADN, donnant une qualité d'extraction optimale.

Ainsi, le protocole d'extraction d'ADN retenu pour tous les prélèvements de coraux traités dans cette étude, est le suivant:

L'EtOH 80% est retiré des tubes contenant les fragments coralliens. Les échantillons sont rincés trois fois par pulvérisation d'eau douce pure (eau injectable), afin d'éliminer les traces d'alcool. Trois cycles de congélation/décongélation sont ensuite effectués en immergeant 5 minutes les tubes dans de l'azote liquide, ensuite décongelés 10 minutes à 4°C. Un volume de 600 µL de tampon d'extraction CTAB 2X (2% CTAB, 1,4 mM NaCl, 20 mM EDTA (pH 8), 100 mM Tris-HCl (pH 8) et 20 µg/mL protéinase K) est ajouté dans chacun des tubes, mis à incuber durant la nuit à 60°C avec agitation (vitesse de rotation ~30 tr.min⁻¹). La solution de CTAB contenant les tissus coralliens (*i.e.* polype, zooxanthelles et autres microorganismes) est récupérée et transférée dans un nouveau tube de 1,5 mL, dans lequel 600 µL de chloroforme/alcool isoamylique (24:1) est ajouté, le tout mélangé par renversements et centrifugé 15 min à 12 000 g à 4°C. La phase aqueuse est transférée dans un nouveau tube et mélangée à 600 µL d'isopropanol, homogénéisée par des inversements successifs du tube l'ensemble étant ensuite placé à -20°C pendant 20 minutes. Les tubes sont ensuite centrifugés 20 minutes à 12 000 g à 4°C, le surnageant vidé et le culot contenant l'ADN précipité rincé avec 500 µL d'EtOH à 70%, et de nouveau centrifugés 10 minutes à 12 000 g. L'éthanol est éliminé et les tubes contenant le culot d'ADN sont mis à sécher, retournés, sur une feuille de papier essuie-tout. Le culot séché est ensuite resuspendu dans 50 µL d'eau et stocké à -20°C.

Toutes les concentrations des acides nucléiques ont été estimées par spectrophotométrie à l'aide d'un NanoDrop (ND-1000 spectrophotometer).

V.4 Principe de la PCR en temps réel (qPCR)

La PCR en temps réel ou PCR quantitative (qPCR) est une technique ayant pour intérêt, dans cette thèse, de détecter et quantifier les clades de *Symbiodinium* associés aux coraux,

notamment les clades cryptiques présents à l'état de trace (*'background clades'*) dans le cas de communautés algales multi-clades (Mieog *et al.* 2007 ; Siverstein *et al.* 2012 ; Thornhill *et al.* 2006a). Cette technique est basée sur le principe d'une réaction en chaîne de polymérisation classique d'ADN (PCR) pour laquelle l'amplification est mesurée en temps réel par émission et quantification de la fluorescence émise, grâce à un agent intercalant fluorescent contenu dans la solution réactionnelle (méthode SYBR Green). Ce marqueur émet ainsi une fluorescence proportionnelle à la quantité d'amplicons double brin produits après chaque cycle (Figure 17).

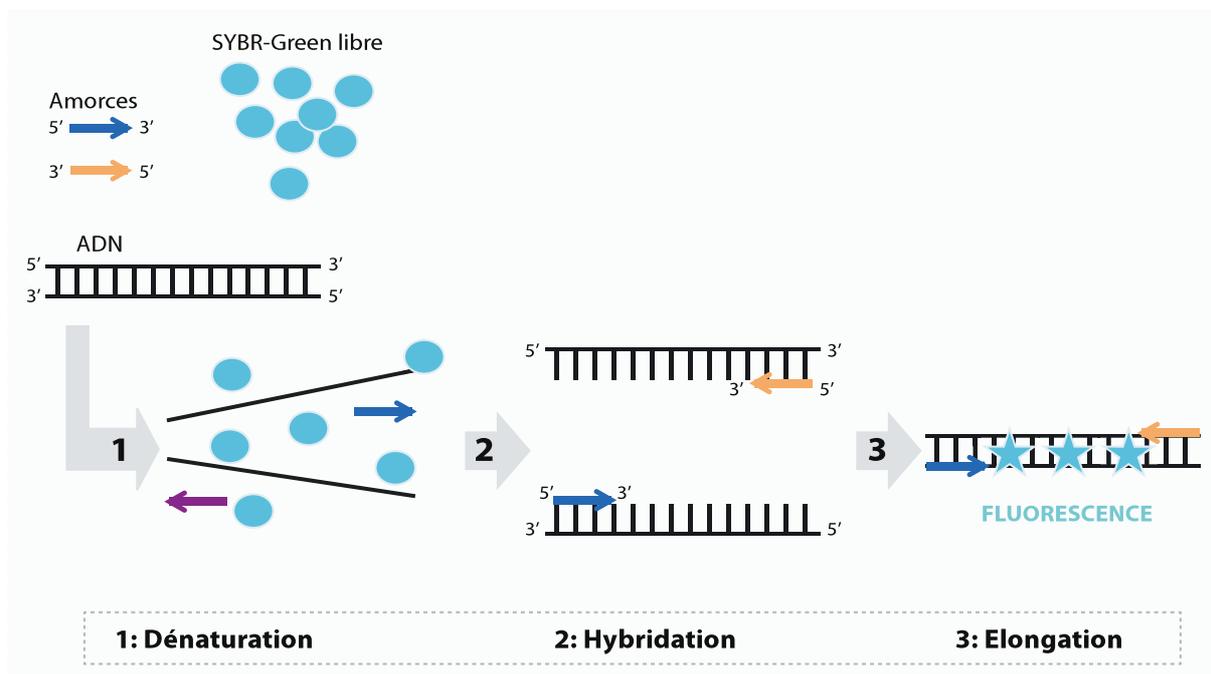


Figure 17 : Principe de la qPCR : 1) dénaturation de l'ADN double brin, 2) hybridation des amorces sur l'ADN simple brin et 3) élongation et insertion de l'agent intercalant fluorescent.

L'appareil de qPCR enregistre en temps réel cette fluorescence au cours des différents cycles dans chacun des puits. Les quantifications successives lors de la qPCR augmentent selon une courbe sigmoïdale. Lors des premiers cycles, la quantité d'amplicons produits ne permet pas d'émettre un signal de fluorescence suffisant pour être détecté, correspondant à un temps de latence. Après un certain nombre de 'n' cycles, sachant qu'une quantité exponentielle d'amplicons est produite à chaque cycle (théoriquement 2^n), une fluorescence peut être détectée avec une augmentation exponentielle de ce signal fluorescent à chaque cycle. Par épuisement de réactifs et/ou perte de l'activité enzymatique, une quantité maximale d'amplicons est obtenue, formant alors un plateau. Par cette méthode, la spécificité de la

réaction peut également être estimée. En effet, chaque amplicon possède une température de fusion caractéristique, dépendante de sa composition en base. A chaque cycle, lors de la fusion des amplicons, correspondant au passage d'un ADN double-brin à un ADN simple brin impliquant la libération de l'agent intercalant marqué, la température à laquelle est constatée la perte du signal permet d'estimer cette température caractéristique. Un même pic de température de fusion à chaque cycle signale l'amplification d'un seul et même produit. Une fois cette spécificité réactionnelle vérifiée, la quantification se mesure en fonction du nombre de cycles effectués à partir duquel le produit PCR est significativement détectable (seuil de fluorescence basal), défini comme cycle seuil (Ct). Le Ct obtenu est inversement proportionnel au logarithme décimal du nombre de copies initiales du gène cible dans l'échantillon.

V.5 Conditions de la qPCR

Les qPCR ont été effectuées avec un thermo-cycleur MX3000 Stratagène en microplaque de 96 puits. Chaque réaction d'amplification a été faite dans un volume final de 25 μL par puits, contenant : 12,5 μL de tampon Brilliant® SYBR Green Master Mix (Agilent), 2,5 μL d'oligonucléotides (sens + anti-sens) dilués à 4 μM et 10 μL d'une préparation d'ADN à 1 $\text{ng}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ (NanoDrop® ND-1000 spectro-photomètre).

Les cycles successifs d'amplification par qPCR ont les caractéristiques suivantes :

- 1 cycle de pré-incubation à 95°C pendant 10 minutes,
- 40 cycles d'amplification comprenant chacun les 3 étapes suivantes : 30s à 95°C (dénaturation), puis 1 minute à 60°C pour les *Symbiodinium*, 64°C pour le polype et 65°C pour les *Vibrio* (hybridation), et enfin 1 minute à 72°C (élongation),
- 1 cycle final, pour l'analyse de la courbe de température de fusion, comprenant une incubation à 95°C pendant 1 minute, 30s à 60°C puis 30s à 95°C.

Pour chaque microplaque de qPCR, 3 répliqués de la même préparation mère d'ADN étaient ajoutés aux échantillons à tester. Les résultats de ces 3 puits ont servi d'inter-calibrateur, pour ajuster la valeur des Ct, et ainsi permettre de comparer les résultats des échantillons obtenus sur différentes plaques.

V.6 Quantification des endo-symbiotes (*Symbiodinium*) associés aux coraux

L'analyse des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux d'espèces variées a été réalisée par PCR quantitative (qPCR), au Centre Océanologique du Pacifique (COP), Ifremer, plateforme de PCR en temps réel, en collaboration avec Y. Gueguen et D. Saulnier.

V.6.1 Détermination des amorces universelles des polypes adaptées à la qPCR

Récemment Yamashita *et al.* (2011) ont développé six couples d'amorces clade-spécifique des *Symbiodinium* de A à F (Tableau 4) localisés dans le gène nucléaire de l'ADN ribosomal 45S (Figure 18) et adaptés à la qPCR. Afin de pouvoir estimer les proportions relatives et de comparer les échantillons les uns aux autres, il est nécessaire de normaliser la quantification d'un clade donné par la quantité de polype (e.g. normalisation avec le polype sur l'actine, Mieog *et al.* 2009). Etant donné les petites tailles des polypes des espèces de coraux communes du Pacifique (i.e. genre *Pocillopora*, *Acropora* et *Porites*), il n'était pas envisageable d'effectuer un comptage visuel direct du nombre de ces polypes compris dans chaque échantillon, comme cela a été réalisé par Correa *et al.* (2009). Cette quantification de l'hôte (polype) total a donc été réalisée par qPCR, nécessitant l'élaboration de nouvelles amorces.

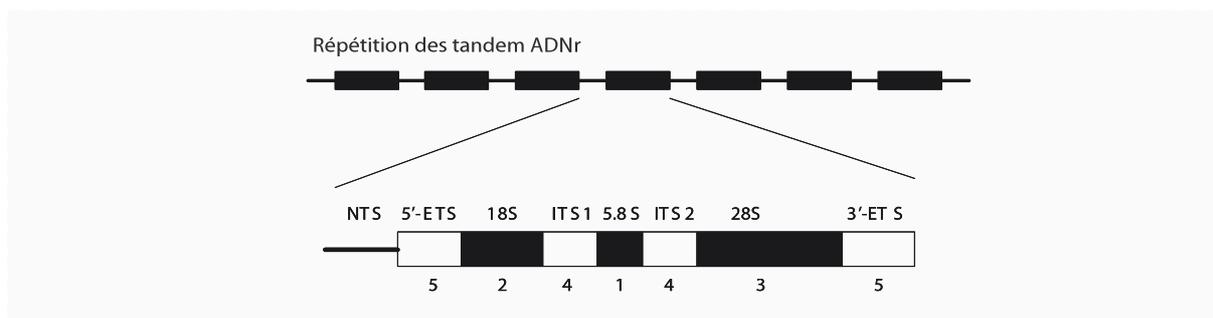


Figure 18 : Organisation du gène de l'ARN ribosomal 45S. NTS : espace non transcrit ; ETS : espaceurs externes transcrits et ITS : espaceurs internes transcrits internes. Les niveaux de divergence des différentes régions de l'ARNr 45S, indiqué de 1 à 5, avec 1 le plus faible taux et 5 le taux le plus fort. © Modifié de Mieog 2009

Ainsi, l'identification et la quantification des clades de *Symbiodinium* ont été effectuées grâce aux couples d'amorces clade-spécifique déterminés par Yamashita *et al.* (2012), représentant à ce jour le choix le plus important en nombre de clades (A-F). En parallèle, des couples d'amorces universelles permettant l'amplification d'une même région génomique pour l'ensemble des coraux ont été dessinés à partir d'un alignement multiple de séquences, effectué avec le logiciel Mega5. Ces dernières ont été choisies en raison de leur disponibilité dans la base de données Genbank et leur capacité à posséder des domaines conservés permettant d'avoir une séquence consensuelle pour les différents coraux tout en excluant les organismes proches phylogénétiquement. Les amorces pour la quantification de polype ont donc été dessinées à partir d'un alignement de séquences de référence de la région 18S du gène ADNr ribosomal 45S, appartenant à un large nombre d'espèces coralliennes, dont celles étant les plus communes en Polynésie (*i.e.* *P. damicornis*, *A. pulchra*, *P. rus*, *P. cactus*). L'alignement comprenait comme témoin négatif des séquences spécifiques aux différents clades de *Symbiodinium*. Néanmoins, étant donné la divergence des séquences appartenant aux coraux du genre *Acropora*, deux séries d'amorces ont été retenues à partir des propositions soumises par le logiciel Primer 3 : une proposition pour tous les genres coralliens, excepté les *Acropora* (Align.1) et une seconde proposition comprenant uniquement les *Acropora* (Align.2). Au final 6 couples d'amorces de la région 18S ont été sélectionnés pour quantifier les polypes, dont 4 selon « Align.1 » (P1, P2, P3 et P4) et 2 selon « Align.2 » (Acro1 et Acro2), paramétrés pour correspondre à des tailles d'amplifiats proches des 100 pb avec une Tm de 60°C.

V.6.2 Détermination des caractéristiques d'amplification des couples d'amorces

V.6.2.1 Matériel biologique utilisé pour les tests de caractérisation des couples d'amorces clade-spécifiques.

Afin d'évaluer les performances des différents couples d'amorces ciblés pour la quantification des *Symbiodinium*, des tests de spécificité et d'efficacité ont été réalisés, nécessitant une source d'ADN mono-clade. Cette mise au point technique a donc été effectuée à partir d'extraction d'ADN total de souches pures des clades A à F, issues d'organismes hôtes variés (Tableau 5), fournies par le laboratoire BURR (équipe de M.A. Coffroth ; http://www.nsm.buffalo.edu/Bio/burr/BURR_Cultures.html).

Tableau 5 : Caractéristiques des souches de *Symbiodinium* de référence obtenues du laboratoire BURR (M.A. Coffroth).

Souche	Clade	Espèce de l'hôte	Type d'hôte	Localisation	Océan
CassKB8	A	<i>Cassiopea sp.</i>	Méduse	Hawaii	Pacifique Central
FLAP1		<i>Aiptasia pallida</i>	Anémone	Floride	Caraïbes
Pe	B	<i>Porites evermanni</i>	Corail dur	Hawaii	Pacifique Central
FLAP2		<i>Aiptasia pallida</i>	Anémone	Floride	Caraïbes
Mp	C	<i>Mastigia paupa</i>	Méduse	Palau	Pacifique Ouest
A001	D	<i>Acropora sp.</i>	Corail dur	Okinawa	Pacifique Ouest
A014		<i>Porites australiensis</i>	Corail dur	Okinawa	Pacifique Ouest
RT383	E	<i>Anthopleura elegantissima</i>	Anémone	Californie	Pacifique Ouest
Pdiv-44b	F	<i>Porites divaricata</i>	Corail dur	Floride	Caraïbes
Sin		<i>Sinularia sp.</i>	Corail mou	Guam	Pacifique Ouest

V.6.2.2 Evaluation et caractérisation des performances des couples d'amorces en qPCR

Afin de sélectionner les couples d'amorces les plus appropriés pour cette étude, une série de tests par qPCR a été effectuée afin d'apprécier, pour chaque combinaison de couples d'amorces, leur spécificité, sensibilité et efficacité d'amplification.

La notion de spécificité (S) est évaluée en pourcentage, reflétant l'importance de la séquence cible dans l'obtention d'une valeur de Ct, selon l'équation (1).

$$(1) S = 1 - \sum (100/2^{(C_{ti}-C_{tx})}) \quad \text{avec } x = \text{couple d'amorces considéré et } i = \text{couple d'amorces autre}$$

Par exemple, pour évaluer la spécificité du couple d'amorces spécifique au clade A, une comparaison a été effectuée entre les valeurs de Ct obtenues à partir de l'amplification de matériel génétique de *Symbiodinium* clade A et celles obtenues avec des préparations génomiques provenant de clades de *Symbiodinium* différents (clade B à F) avec ce même couple d'amorces.

L'efficacité (E), également exprimée en pourcentage, permet d'apprécier la proportionnalité entre les quantités d'ADN initiales et les valeurs de Ct résultantes, sachant qu'une efficacité de 100% correspond à un gain d'une unité Ct par dilution 1/2 de la

concentration initiale. Elle est donc déterminée en analysant les valeurs de Ct obtenues sur une gamme de dilution d'une préparation d'ADN. Le coefficient de la pente de l'équation de la droite des valeurs de Ct en fonction des différentes concentrations d'ADN initiales, transformées en log, est comparé au coefficient théorique de -3.32.

La sensibilité correspond au seuil de détection minimal, permettant d'évaluer jusqu'à quelle concentration d'ADN la qualité de détection est performante. Ce seuil renseigne sur la limite de détection de chacun des couples d'amorces et établit la valeur maximale de Ct acceptable, pour estimer, dans un échantillon donné, la quantité de la région cible.

V.6.2.3 Analyse des amorces spécifiques d'un clade (A-F)

Pour les six couples d'amorces clade-spécifique précédemment validés par Yamashita *et al.* (2011), toutes les spécificités et efficacités ont dû être testées de nouveau pour des nécessités de calibrations avec nos propres conditions et échantillons. La spécificité, l'efficacité et la sensibilité d'amplification des différents couples d'amorce clade-spécifique ont été évaluées par qPCR en utilisant l'ensemble des ADN génomiques (10 ng / réaction qPCR) des différentes souches de *Symbiodinium* A-F (Tableau 5).

Les spécificités de reconnaissance des différents couples d'amorces clade-spécifique ont été vérifiées par comparaison des Ct obtenus sur les différents ADN génomiques extraits des différentes souches de *Symbiodinium* pour chaque couple d'amorces donné (Tableau 6). Les Ct obtenus à partir des amplifications d'une même quantité d'ADN extrait d'un clade distinct de *Symbiodinium* avec le couple d'amorces spécifique du même clade sont compris dans une gamme allant de 15,28 pour le couple d'amorces clade D spécifique à 19,28 pour le couple d'amorces clade A (Tableau 6). Cela suggère des affinités et des performances proches entre les différents couples d'amorces clade-spécifique. L'évaluation globale de la spécificité d'un couple d'amorces donné a pu être calculée d'après l'équation (1). Par exemple pour le couple d'amorce spécifique au clade A, les Ct obtenus étaient de 19,72 pour la souche clade A, 29,76 pour la souche clade B, sans détection pour le clade C et E, 37,26 pour le clade D, et 31 pour le clade F. Pour le calcul de spécificité, les amplifications nulles obtenues sur les souches de *Symbiodinium* clade C et E, ont été fixées à un Ct de 40 (Annexe 1). D'après l'équation (1), le couple d'amorces spécifique au clade A présente une spécificité estimée à $1 - [100/2^{(19,72-29,76)} + 100/2^{(19,72-40)} + 100/2^{(19,72-37,26)} + 100/2^{(19,72-40)} + 100/2^{(19,72-31)}]$, soit 99,88%.

Au final, pour les six couples d'amorces clade-spécifique, les spécificités ont été évaluées à des taux supérieurs à 99% (Tableau 4). De plus, les Ct obtenus lors des amplifications par qPCR des ADN extraits des différentes souches d'un même clade de *Symbiodinium* ont montré une faible variation intra-clade, les différences de Ct étant rarement au-delà de 1 (0,93 pour le clade A, 1,23 pour le clade B, 0,42 pour le clade D et 0,88 pour le clade F ; Tableau 6).

Tableau 6 : Evaluation des Ct seuil par qPCR des ADN génomiques des souches de *Symbiodinium* pures des clades A à F, avec les couples d'amorces : clade-spécifiques. Les étoiles (*) indiquent les ADN de souches retenus pour composer une préparation d'ADN mixte, utilisée pour les tests d'efficacité.

Souche de <i>Symbiodinium</i>	Clade	Clade-spécifique
CassKB8 *	A	19,28
FLAP1		18,34
Pe*	B	18,29
FLAP2		17,06
Mp*	C	17,45
A001*	D	15,7
A014		15,28
RT383*	E	15,75
Pdiv-44b	F	18,55
Sin*		17,67

Les taux d'efficacité de chaque couple d'amorces ont été évalués à l'aide d'une gamme de dilution d'un mélange des ADN de *Symbiodinium* A-F, pouvant simuler la complexité naturelle retrouvée chez les coraux. Cette gamme de dilution, constituée de sept dilutions successives au 1/10^{ème}, a été faite en tripliquat à partir d'une concentration initiale (C1) d'un mélange des ADN génomiques de même concentration (1 ng/μL) extraits de 6 différentes souches de *Symbiodinium* représentatives de chaque clade, de A à F (clade A : CassKB8, B : Pe, C : Mp, D : A001, E : RT383 et F : Sin). Le Ct observé, proportionnel aux concentrations d'ADN de la gamme (transformé en log ; Figure 19a), a permis d'évaluer, pour chacun des couples d'amorces, leur taux d'efficacité (E) et d'identifier leur seuil de détection minimal, correspondant à la valeur seuil. Les couples d'amorces clade-spécifique ont ainsi présenté des taux d'efficacité compris entre 96 et 100% (Tableau 4), évalués comme non significativement différents (test de Student : $p > 0.05$) à partir d'une comparaison des pentes obtenues d'après les différentes régressions linéaires (Figure 19a). Les seuils de détection limites obtenus pour les différents couples d'amorces ont été retenus à des valeurs de Ct proches de 27-28 pour C et F, proches de 31 pour A, D et E, et plus tardive pour B avec un Ct seuil de 34 (Tableau 4).

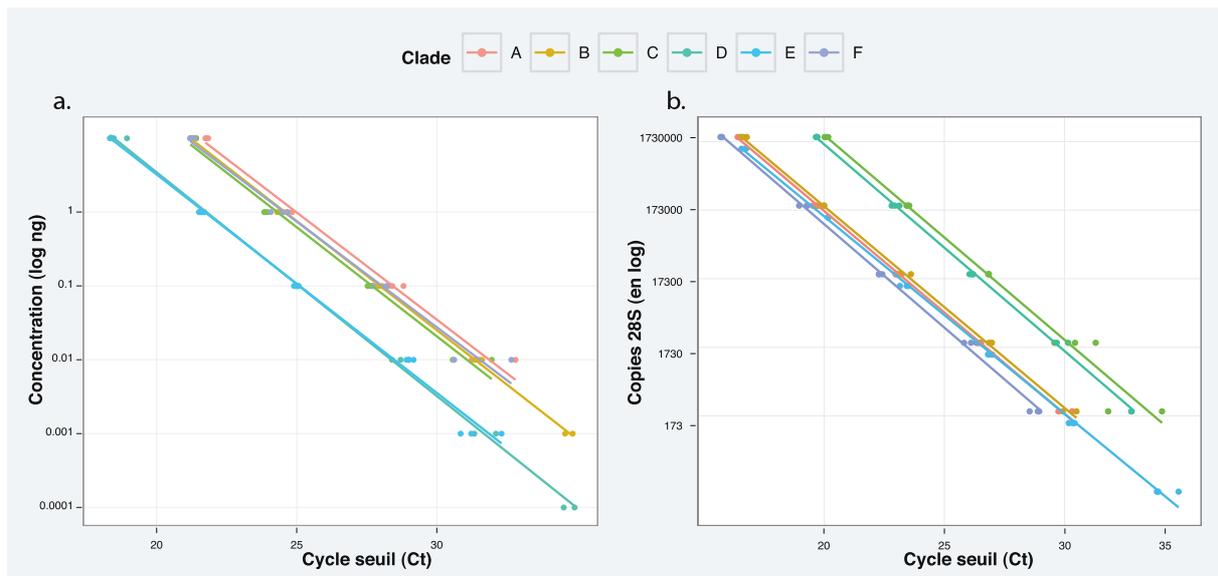


Figure 19 : Courbes standards et équations des régressions linéaires des différents couples d'amorces clade-spécifique A à F et universels aux *Symbiodinium* sur des gammes de dilutions obtenues d'après une gamme de dilution au 1/10ème :

a.) d'un mélange de 6 ADN génomique de souches de *Symbiodinium* : $2.10^7 \times e^{(-0,668x)}$ (clade A, $r^2=0,988$), $2.10^7 \times e^{(-0,679x)}$ (clade B, $r^2=0,999$), $2.10^7 \times e^{(-0,68x)}$ (clade C, $r^2=0,986$), $4.10^6 \times e^{(-0,697x)}$ (clade D, $r^2=0,997$), $3.10^6 \times e^{(-0,681x)}$ (clade E, $r^2=0,992$), et $1.10^7 \times e^{(-0,659x)}$ (clade F, $r^2=0,982$).

b.) d'un mélange de 6 ADN des amplicons 28S de souches de *Symbiodinium* : $1.10^{11} \times e^{(-0,681x)}$ (clade A, $r^2=0,999$), $1.10^{11} \times e^{(-0,676x)}$ (clade B, $r^2=0,999$), $2.10^{12} \times e^{(-0,687x)}$ (clade C, $r^2=0,983$), $1.10^{12} \times e^{(-0,694x)}$ (clade D, $r^2=0,998$), $7.10^{10} \times e^{(-0,663x)}$ (clade E, $r^2=0,998$), et $1.10^{11} \times e^{(-0,694x)}$ (clade F, $r^2=0,997$).

De plus, une comparaison des différentes quantifications obtenues pour chacun des couples d'amorces clade-spécifique a été effectuée d'après les valeurs des ordonnées à l'origine des différentes régressions linéaires, sachant qu'une même concentration d'ADN cible était présente pour chacun de ces couples. Cette comparaison des ordonnées indique, pour une même concentration de matrice cible, des détections plus tardives pour les couples d'amorces spécifiques aux clades A, B, C et F ($i = 21,23 \pm 0,26$) par rapport aux couples d'amorces spécifiques aux clades D et E ($i = 18,41 \pm 0,01$) clades ($t_{B-D} : p < 0,01$, $t_{B-E} : p < 0,01$; Tableau 7). Les gènes ribosomiaux peuvent présenter des variations du nombre de copies entre les différents clades, voir les sous-clades (Zhang *et al.* 1990; Rogers et Bendich 1987 ; Mieog *et al.* 2009). De plus, les tailles de génomes des *Symbiodinium* sont variables (LaJeunesse *et al.* 2005). Les Ct plus grands pour les derniers couples d'amorces peuvent donc se traduire par un nombre plus faible de copies d'ADNr dans les préparations d'ADN génomiques dû à une différence de taille des génomes et/ou du nombre de copies par génome et/ou une sensibilité plus faible de ces couples d'amorces.

Tableau 7 : Résultats statistiques du test de Student sur la comparaison par paire des ordonnées à l'origine des courbes standards des différents couples d'amorces clade-spécifique A-F et universelles aux *Symbiodinium*, réalisées sur le mélange des ADN génomiques des souches de *Symbiodinium* A-F. Les étoiles (*) représentent les p-values significativement différentes.

Matrice	Amorces	A	B	C	D	E	F
ADN génomique	B	0,99					
	C	0,91	0,86				
	D	0,09	0,005 *	0,133			
	E	0,09	0,006 *	0,13	0,69		
	F	0,86	0,69	0,86	0,29	0,24	

V.6.2.4 Analyse des amorces universelles de polypes

La démarche pour sélectionner le meilleur couple d'amorces universelles aux polypes a également été la même que celles décrites précédemment, mais avec des tests effectués sur des ADN de coraux de différentes espèces communément trouvées en Polynésie. Il s'agit des 5 espèces d'intérêt (*P. damicornis*, *P. rus*, *A. cytherea*, *P. cactus* et *A. pulchra*) étudiées durant cette étude et 5 autres pour étendre le caractère universel (*Pocillopora meandrina*, *Pocillopora verrucosa*, *A. hyacinthus*, *Montipora spp.* et *Fungia spp.*). Pour l'ensemble des tests, les différents ADN de coraux ont été préparés à 5 ng/μL.

Tous les couples d'amorces universelles aux polypes ont été testés sur les ADN des 10 espèces de coraux en individuel, ainsi que sur un mélange des 5 ADN appartenant aux espèces d'intérêt et enfin sur un mélange des 10 ADN d'espèces différentes simultanément. Pour les 6 couples d'amorces, basés sur les alignements de séquences « Align.1 » (sans *Acropora*) et « Align.2 » (seulement *Acropora*), les tests de reconnaissances polype sur l'ensemble des combinaisons (ADN en individuel ou mélange) ont été positifs et de valeurs proches avec un écart constant moyen de $\Delta Ct=3,38\pm 0.5$ entre les différents couples (Figure 20a). Les couples d'amorces dessinés à partir des mêmes alignements ayant montré des résultats comparables, les résultats d'un seul couple par alignement sont représentés ici (P1 : 'UnivPolyp-18S' et Acro 1 : 'AcroPolyp-18S'). La différence de la région amplifiée (couples d'amorces particuliers) entre les échantillons d'*Acropora* et ceux des autres espèces de coraux, a contribué à l'obtention de courbes de fusion distinctes, avec des températures de fusion pour les *Acropora* de 81,5°C et de 79°C pour le reste des espèces coralliennes.

Les amplifications sur le mélange d'ADN issu des différentes souches de clades A-F ont révélé un signal positif pour les différents couples d'amorces 18S dans les conditions

standardisées utilisées. Il a donc fallu augmenter la stringence des conditions d'amplification en élevant la température d'hybridation à 62°C, puis finalement 64°C pour qu'il n'y ait plus de signal parasite, sans affecter la détection des polypes. Le couple d'amorces 'UnivPolyp-18S' provenant de l' « Align. 1 » s'est révélé le plus performant et a donc été retenu pour le reste des expériences.

L'efficacité de ce couple d'amorces a été évaluée sur une gamme de sept points de dilution au 1/10^{ème} à partir d'un mélange des 10 ADN de coraux, chacun à 5 ng/μL pour la première concentration. De plus, pour les espèces d'intérêt (*P. damicornis*, *P. rus*, *A. cytherea*, *A. pulchra* et *P. cactus*), des gammes d'efficacité, propres à l'espèce considérée, ont également été effectuées sur des mélanges de plusieurs ADN d'une même espèce, permettant de vérifier la similitude des résultats avec le mélange d'ADN multi-espèces (prise en compte d'une variation intra-spécifique).

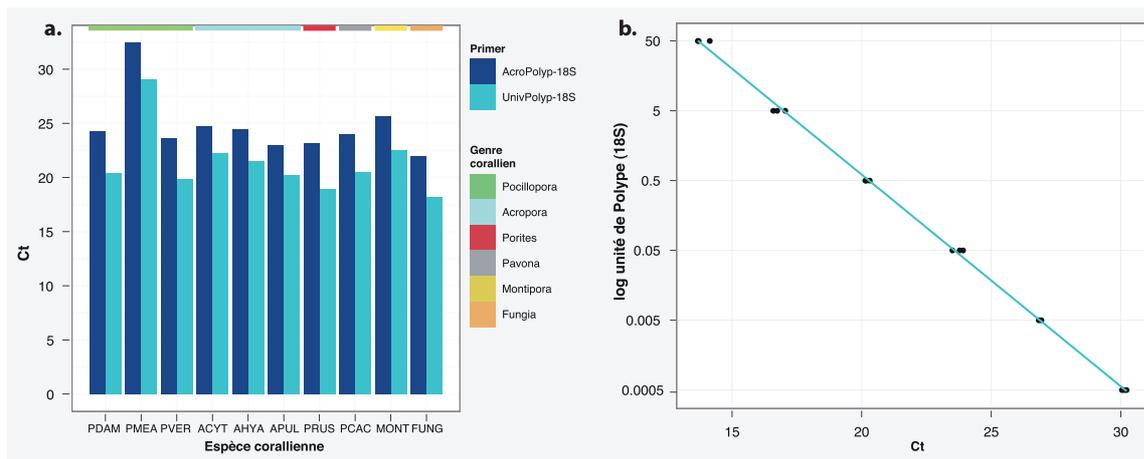


Figure 20 : Etude des amorces universelles des polypes, a) comparaison des Ct entre les couples d'amorces « AcroPolyp-18 » et « univPolyp-18S » en fonction des espèces coralliennes testées et codées par genre: **Pocillopora**, PDAM pour *P. damicornis*, PMEA pour *P. meandrina* et PVER pour *P. verrucosa*; **Acropora**: ACYT pour *A. cytherea*, AHYA pour *A. hyacinthus*, APUL pour *A. pulchra*, **Porites**: PRUS pour *P. rus*; **Pavona**: PCAC pour *P. cactus*; **Montipora**: MONT pour *Montipora* spp. et **Fungia**: FUNG pour *Fungia* spp. et b) courbe d'efficacité du couple d'amorces « univPolyp-18S » à partir du mélange d'ADN des 10 espèces, définie par régression linéaire : $7,15 \cdot 10^5 \times e^{(-0,699x)}$, $r^2=0,999$.

L'équation obtenue à partir de la courbe standard (Figure 20b et Tableau 4) décrivant la relation des concentrations initiales d'ADN en fonction, des Ct propres à un couple d'amorces clade-spécifique, permet de convertir les Ct expérimentaux en une quantité d'ADN de polype. Le seuil de détection a été déterminé à partir du Ct maximal atteint, identifié à 30,13.

V.6.2.5 Analyse des amorces universelles de *Vibrio* spp.

L'estimation de la quantité totale de *Vibrio* a été effectuée avec des amorces spécifiques dessinées pour la qPCR par Thompson *et al.* (2004). A partir d'un mélange d'ADN de différentes souches de *Vibrio harveyi*, calibré selon les nombres respectifs de cellules initiales (préparation de D. Saulnier), une gamme de dilution a été effectuée, puis testée en qPCR, permettant d'obtenir la relation entre une valeur de Ct et un nombre de cellules bactériennes (CFU ; Tableau 4). La spécificité des amorces *V. coralliilyticus* a également été testée par un couple d'amorce spécifique décrit par Pollock *et al.* (2010).

V.7 Quantification absolue par qPCR

V.7.1 Equations de conversion, quantité = f(Ct), pour les Symbiodinium

V.7.1.1 Préparation d'amplicons 28S des différents ADN souches de *Symbiodinium*

Pour chacun des ADN génomiques des souches pures de *Symbiodinium* A, B, C, D et F, une amplification par PCR (~580 pb) de la région comprenant les domaines D1 et D2 de l'unité 28S du gène nucléaire ADNr a été effectuée avec les amorces universelles de *Symbiodinium* (Loh *et al.* 2001 ; Richter *et al.* 2008) : 5'-CCTCAGTAATGGCGAATGAACA-3' (Symb28SF : brin sens) et 5'-CCTTGGTCCGTGTTTCAAGA-3' (Symb28SR : brin non-sens). La souche de *Symbiodinium* E, non amplifiable avec ce même couple d'amorces universelles, a été amplifiée avec un autre couple d'amorces universelles (~830 pb) décrit par Wilcox (1998) : ls1.5, 5'-CGCTGAAATTAAGCATATAAGTAAG-3' et ls1.3, 5'-AACGATTTGCACGTCAGTATC-3'. Chaque réaction PCR a été faite dans un volume final de 50 µL composé de : 10 µL de tampon Taq Buffer Promega (5X), 3 µL de MgCl₂ (5 mM), 1 µL de dNTPs (10 mM), 2 µL du couple d'oligonucléotides (10 pmole/µL), 0,25 µL de Taq Promega (5U/µL) et 5 µL d'ADN génomique à 10ng/ µL, complété avec de l'eau à injection. Les amplifications ont été réalisées à l'aide d'un système LightCycler suivant le programme suivant : 2 min à 94°C ; 30 cycles de 45 sec à 94°C, 45 sec à 54°C et 45 sec à 72°C ; et une phase finale de 5 min à 72°C. Une vérification des tailles d'amplicons a été effectuée sur un

gel électrophorèse, avant de purifier chaque amplifiat à l'aide du kit Wizard (Wizard® SV Gel and PCR clean up system Promega).

V.7.1.2 Quantification de la région 28S à partir d'amplicons d'ADN de souches pures

L'estimation du nombre de copies de la région 28S d'un clade donné est basée sur l'analyse par qPCR des Ct obtenus à partir d'une préparation d'ADN permettant de quantifier le nombre de copies initiales. Il s'agit des amplicons 28S, obtenus après une amplification clade-spécifique d'une souche de *Symbiodinium* pure. Afin de déterminer une équation de la correspondance Ct/nombre de copies, une gamme de dilution des produits d'amplification de chaque clade, préalablement quantifiés, a été réalisée. Cette gamme de dilution se composait de 6 points de dilutions au 1/10^{ème}, avec pour première concentration (C1) 1 pg, soit l'équivalent de 1,73.10⁶ copies d'amplicons 28S de 580 pb (clades A, B, C, D et F) et 1,21.10⁶ copies 28S, pour les fragments de 830 pb (clade E). Les efficacités des différents couples d'amorces clade-spécifiques, mesurées à partir d'amplicons, ont indiquée de très bons taux, compris entre 95 et 101%, statistiquement non différenciables de ceux obtenus avec les ADN génomiques (Figure 19a). Comme pour les résultats observés à partir des ADN génomiques, des groupes distincts de sensibilité ont également été distingués en fonction des couples d'amorces clade-spécifiques (Figure 19b). Ainsi, les couples d'amorces clade-spécifique A, B, E et F présentent un seuil de détection plus faible ($i = 16,54 \pm 0,54$) en comparaison avec ceux des amorces clade-spécifique C et D ($i = 19,83 \pm 0,27$; Figure 19b Tableau 8) pour un même nombre de copie d'amplicons.

Tableau 8 : Résultats statistiques du test de Student sur la comparaison par paire des ordonnées à l'origine des courbes standard des différents couples d'amorces clade-spécifiques A-F et universelles des *Symbiodinium*, réalisées sur des amplicons 28S. Les étoiles (*) représentent les p-values significativement différentes : '*' p<0.05, '**' p<0.005 et '***' p<0.001.

Matrice	Amorces	A	B	C	D	E	F
Amplicon 28S	B	0,85					
	C	1,5E-3 *	1,90E-3 **				
	D	8,81E-8 ***	2,48E-7 ***	0,85			
	E	0,66	0,58	1,9E-4 ***	4,68E-8 ***		
	F	0,66	0,58	8,3E-4 ***	2,53E-7 ***	0,95	
	Univ	0,34	0,53	4,7E-2	2,29E-5 ***	0,27	0,31

Les équations de la régression linéaire (Figure 19 ; Tableau 4), obtenues à partir de chaque

courbe standard propre à un couple d'amorces clade-spécifiques testé sur l'amplification 28S d'une souche de même clade, permettent ainsi de convertir les données brutes de qPCR exprimées par une valeur de Ct en nombre de copies 28S.

V.7.1.3 Extraction de *Symbiodinium* associés aux coraux

Après avoir identifié des colonies coralliennes associées à des communautés de *Symbiodinium* mono-clade A, C et D, des fragments de ces colonies ont été échantillonnés et conservés à -20°C jusqu'au traitement. Les tissus coralliens de chaque fragment corallien ont été détachés du squelette à l'aide d'un jet d'eau filtrée (0.45 µm) sous pression (Waterpick), puis homogénéisés 1 min au Turner. Chaque homogénat de tissus corallien a ensuite été centrifugé 10 min à 12 000 g, afin de récupérer après élimination du surnageant (i.e. polypes, micro-organismes), les zooxanthelles contenues dans les culots. Après resuspension des culots de *Symbiodinium* dans de l'eau de mer filtrée à 0,45 µm (filtres GF/F), la densité cellulaire a été estimée par comptages sur cellules de Thoma (8 comptages), permettant de préparer des aliquots de différentes densités.

Pour la préparation de l'homogénat de cellules algales, chacun de ces aliquots a été centrifugé, afin d'éliminer l'eau de mer, et ensuite resuspendu dans 50 µL d'eau injectable. L'extrait cellulaire a été obtenu par un traitement des échantillons comprenant des cycles de chauds/froids (trois répétitions), à savoir une phase d'ébullition à 98°C pendant 7 minutes et de congélation à -80°C dans de la carboglace pendant 5 minutes, avec une phase intermédiaire d'homogénéisation par vortex.

V.7.1.4 Quantification des cellules de *Symbiodinium* par qPCR

Suite à l'extraction du contenu cellulaire réalisée par les cycles chauds/froids, 50 µL d'eau injectable ont été rajoutés dans chacun des homogénats. Etant donné les risques de dégradation rapides de l'ADN suite à une extraction effectuée par la méthode d'« ébullition », les homogénats de concentrations différentes ont été directement testés en qPCR suivant les mêmes conditions que celles décrites précédemment (voir **partie V.5**). Ainsi pour chaque communauté de *Symbiodinium* mono-clade, les valeurs de Ct correspondant aux différentes gammes de concentration d'algues ont été évaluées en tripliquat pour chacun des couples d'amorces spécifiques, permettant d'obtenir une relation entre un

nombre de cellules et un Ct. Simultanément, afin de vérifier de nouveau la mono-spécificité d'un clade dans les homogénats, ceux-ci ont également été testés avec les autres couples d'amorces non spécifiques, servant de témoin négatif.

V.7.1.5 Quantification de la région 28S à partir d'amplicons d'ADN d'homogénat de coraux

Parallèlement, les homogénats ont également été amplifiés par PCR sur l'unité 28S du gène nucléaire ADN_r, dans les mêmes conditions que celles décrites précédemment pour les ADN des souches de *Symbiodinium* pures (voir **partie V.7.1.1**). Après vérification de la taille des amplifiats (580 pb), les produits PCR ont été purifiés sur colonne (Wizard® SV Gel and PCR clean up system, Promega), puis quantifiés par qPCR (1 pg par réaction, soit $1,67 \cdot 10^6$ copies 28S) pour une estimation du nombre de copies 28S par cellule.

Cette manipulation a pu être effectuée sur des communautés mono-clade A ou C extraites de *Acropora cytherea*, et D extraites de *Pocillopora damicornis*. En revanche, le clade B s'est révélé être un clade peu représenté et présent seulement à l'état de trace, ne permettant pas d'isoler des communautés de cellules B.

V.7.1.6 Relations cellules/Ct par clade de *Symbiodinium*

Les résultats des Ct obtenus sur les gammes de dilution des homogénats provenant des différentes colonies mono-clades confirment les bonnes efficacités d'amplification des couples d'amorces correspondants sur ce type de substrat (Figure 21). Les différentes pentes des droites reflétant l'efficacité de chaque couple d'amorces clade-spécifique distinguent cependant le clade C des deux autres clades A et D (test de Student, comparaison par paire : C/A $p < 0.016$ et C/D $p < 0.001$). Il en est de même pour leurs ordonnées à l'origine (test de Student, comparaison par paire : C/A $p < 0.018$ et C/D $p < 0.001$). En effet, d'après les résultats d'amplifications 28S obtenus par qPCR le clade C est estimé à $13\,177$ copies $28S \cdot cell^{-1}$, soit nettement plus important comparé aux clades A et D estimés à $2\,216$ et 77 copies $28S \cdot cell^{-1}$ respectivement.

Les valeurs élevées des pentes de régressions linéaires des différentes courbes peuvent exprimer un biais de surestimation dans la quantification par qPCR, notamment lorsque le nombre de cellules quantifiées augmente. En effet, l'augmentation du nombre de cellules dans

les homogénats implique la surcharge en matériel non ciblé, tels que des débris calcaires et des tissus coralliens, pouvant interférer dans la quantification des *Symbiodinium*.

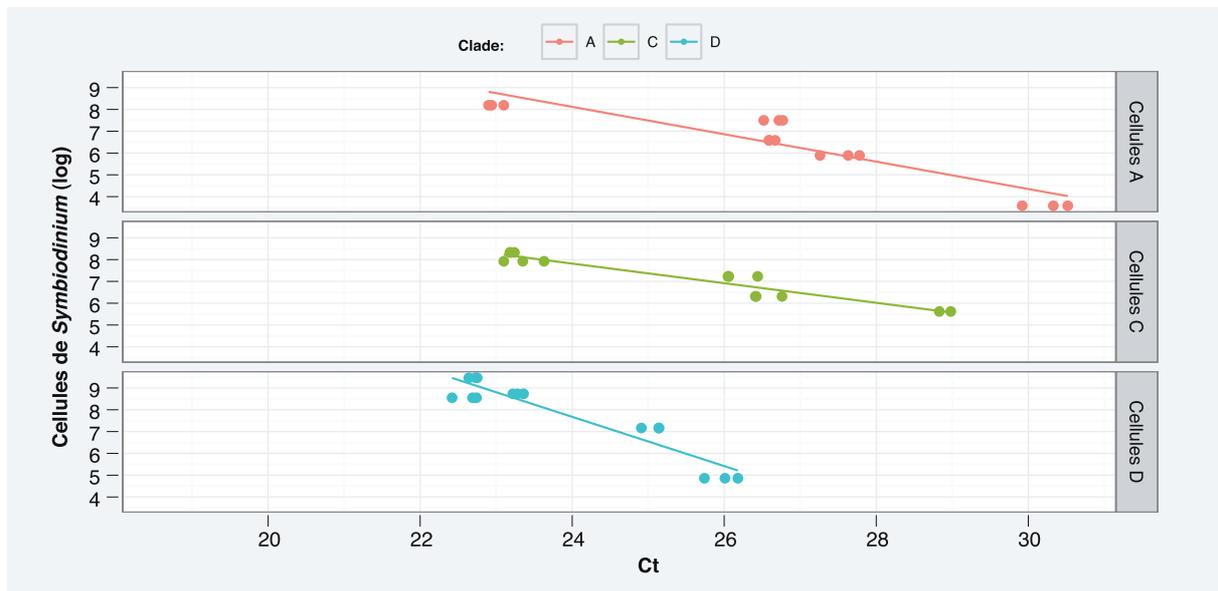


Figure 21 : Gamme standard des relations du nombre de cellules de *Symbiodinium* par rapport aux Ct. Equations obtenues sur : cellules A : $y_A = 1.10^{10} e^{(-0.628x)}$ (amorces A, $r^2=0,85$), cellules C : $y_C = 1.10^8 e^{(-0.45x)}$ (amorces C, $r^2=0,913$), et cellules D : $y_D = 1.10^{15} e^{(-0.45x)}$ (amorces C, $r^2=0,913$)

V.8 Caractérisation de marqueurs génétiques

V.8.1 Phénotypes de *Pocillopora damicornis*

Afin de déterminer si les *P. damicornis* marqués et suivis durant le suivi et ceux testés face au gradient de pCO_2 , étaient de morphotypes similaires, une région mitochondriale discriminante des morphotypes (FATP6.1- RORF) a été analysée par séquençage après amplification par PCR d'ADN génomique à l'aide des amorces RORF (5'-SCCAATATGTTAAACASCATGTCA-3') et FATP6.1 (5' -TTTGGGSATTTCGTTTAGCAG-3') décrits par Flot *et al.* (2008b).

Les réactions PCR ont été réalisées dans un volume final de 50 μ L composé de : 10 μ L de tampon Taq Buffer Promega (5X), 3 μ L de $MgCl_2$ (5 mM), 1 μ L de dNTPs (10 mM), 2 μ L du couple d'oligoéléments (10 pmole/ μ L), 0.25 μ L de Taq Promega (5U/ μ L) et 5 μ L d'ADN à 10ng/ μ L, complété avec de l'eau à injection. Les amplifications ont été réalisées à l'aide d'un système LightCycler suivant le programme suivant : 1 min à 94°C ; 40 cycles de 60 sec à 94°C, 30 sec à 40°C et 75 sec à 72°C ; et une phase finale de 5 min à 72°C. Une vérification des tailles d'amplicons (800 pb) a été effectuée sur un gel électrophorèse, avant de purifier

chaque amplification à l'aide des kits Wizard (Promega). Les amplifications purifiées ont ensuite été envoyées à séquencer avec l'amorce brin non-sens ORF chez Macrogen (Corée). Les séquences brutes reçues ont ensuite été nettoyées et alignées avec des séquences de références de Flot *et al.* (2008) et Schmidt-Roach *et al.* (2012) référencées dans GenBank. Un arbre phylogénétique a été construit par la méthode de Neighbour Joining afin d'identifier l'appartenance à un morphotype particulier.

V.8.2 *Sous-clades de Symbiodinium*

Afin de vérifier et de pouvoir caractériser le(s) sous-clade(s) correspondant à un clade détecté par qPCR, notamment dans des communautés algales identifiées comme multi-clades, une méthode d'identification par séquençage, rapide et calibrée d'après les analyses en qPCR, a été mise au point. La méthode consiste à une première étape d'amplification 28S par PCR, avec les amorces universelles de *Symbiodinium* (Symb28SF et Symb28S) (Loh *et al.* 2001 ; Richter *et al.* 2008) et les mêmes conditions décrites précédemment pour l'amplification des souches références de clade (voir **partie V.2.3**). Après vérification de la taille de l'amplicon (580 pb), les produits PCR ont été purifiés sur colonnes Wizard, puis quantifiés par Nanodrop. Dans le cas d'une détection d'un clade unique dans l'échantillon d'ADN de corail par qPCR, le séquençage a été effectué sur les deux brins de l'amplicon avec le même couple d'amorces que ceux utilisés pour l'amplification. En revanche, dans le cas d'un complexe de clades pour un même échantillon d'ADN de coraux, les séquençages ont été effectués avec une amorce clade-spécifique d'intérêt, utilisées pour la qPCR. Les différentes possibilités pour chacun des clades et les tailles de fragments ainsi générés sont décrites sur la figure ci-dessous (Figure 22) :

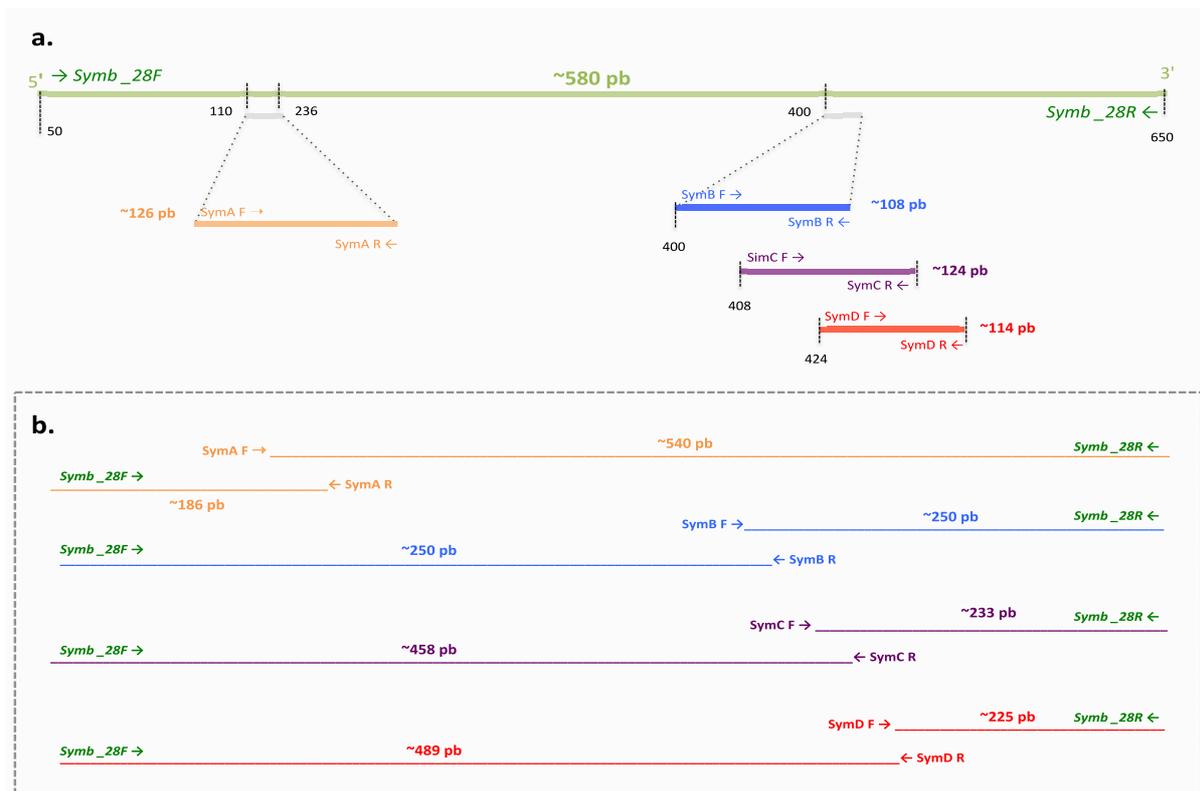


Figure 22 : Schéma des amplicons obtenus avec différents couples d’amorces a) avec les couples d’amorces clades-spécifiques, ou b) avec des couples composés d’une amorce universelle et d’une amorce clade-spécifique d’intérêt.

Chacun des trois clades majoritaires chez les coraux, A, C et D, ont pu être séquencés avec cette technique. En raison d’une spécificité plus ou moins importante entre les amorces clades spécifiques, il a été retenu de favoriser le séquençage des clades A avec l’amorce *SymA-F*, C avec l’amorce *SymC-28S -R*, et D avec les amorces *SymD-28S R* et *SymD-28S F*.

VI Analyses statistiques

L’ensemble des analyses statistiques (descriptives et test) a été effectué avec le logiciel R 2.15.2, incluant les modules: ‘ade4’ et ‘FactoMineR’ pour les analyses multivariées (analyse à composantes principales-ACP ; analyse factorielle des correspondances-AFC; analyse factorielle discriminante-AFD), ‘RVAideMemoire’ pour les comparaisons de pentes et ordonnées à l’origine des régressions linéaires et de ‘timeSeries’ pour les séries temporelles de températures et lumières. Les graphiques ont été réalisés avec le module ‘gglot2’.

Pour les différentes analyses, l'ensemble des données brutes a été analysé (normalité – test de Shapiro, homoscedasticité – test de Bartlett, homogénéité des unités entre les variables). L'homogénéité et/ou la normalisation des jeux de données ont été effectuées si nécessaire par des transformations mathématiques telles que log, log+1, racine carrée ou arcsinus de la racine carrée. La normalisation par la fonction log+1 a été systématique pour les valeurs quantitatives (nombre de copies 28S, concentrations, nombre de cellules de *Symbiodinium*) utilisées en qPCR. Pour les données temporelles, les variations (deltas) des différents paramètres ont été calculées par la différence entre les périodes t_n et t_{n-1} (voir **résultats chapitres III et IV**).

Les modélisations des données de qPCR ont été effectuées par des régressions linéaires. Les coefficients des équations de ces régressions (pentes et ordonnées à l'origine) ont ensuite été comparés par paires par un test de Student (voir **partie V.5**).

La réalisation des tests paramétriques, possible après vérification de l'hétéroscedasticité par un test de Bartlett, s'est effectuée après vérification d'une seconde condition de normalité évaluée d'après observation de la distribution des résidus. Dans les cas où ces deux conditions étaient vérifiées, des tests ANOVA à facteur unique ou multiples ont été effectués sur les moyennes, et des comparaisons par paires obtenues par des tests post-hoc de Tukey.

Des tests non paramétriques ont été effectués lorsque l'une de ces deux conditions n'était pas vérifiée, à savoir un test ANOVA non paramétrique sur les rangs (données homogènes), ou un test de Kruskal Wallis.

Pour les analyses en composantes principales ACP ou AFC, les paramètres développés sont ceux qui ont un effet significatif sur les différents axes. Dans certains cas, la représentation sous discrimination d'un paramètre particulier, correspond à un intervalle de confiance de 95%.

Pour tous les résultats traitants de la dynamique des *Symbiodinium*, dans les deux approches *in situ* et *in vivo*, les deltas des quantités de clade en nombre de copies 28S ont été estimés par la différence entre t_n et t_{n+1} .

Pour les résultats des dynamiques des clades de *Symbiodinium* en fonction des variations environnementales obtenues lors du suivi, l'importance des deltas obtenus a été estimée, d'après la répartition des valeurs de delta pour chacune des variables. Cette répartition est souvent multimodale.

Tous les tests statistiques effectués se sont basés sur un intervalle de confiance à 95%.

Chapitre III Suivi spatio-temporel

1. Caractérisations des sites et choix des espèces de coraux

I Caractérisation des sites d'études

I.1 Choix des sites

I.1.1 Description générale de l'environnement

Afin d'essayer de mettre en évidence un lien éventuel entre la présence de certains clades de *Symbiodinium* et des conditions environnementales particulières, une recherche de sites contrastés a été entreprise. Après avoir fait un travail de repérage autour de Moorea (apnée, plongée bouteille, manta-tow), qui a révélé une diversité et une abondance de coraux très faible au niveau de la pente externe (voir **Chapitre II partie I.2**), le choix de la zone d'étude pour le suivi spatio-temporel s'est arrêté sur le lagon. Plus précisément, les sites ont été sélectionnés au niveau du récif frangeant, partie la plus à même de subir l'effet des pressions anthropiques sur les côtes développées les plus habitées (e.g. développement des côtes, zones agricoles en amont ; Benet 2010). Quatre sites d'étude (Figure 23) ont donc été sélectionnés, selon leur exposition aux pressions anthropiques et/ou naturelles et l'état de santé apparent des coraux (e.g. part des couvertures coralliennes et algales), à une profondeur comprise entre de 0,5-2 mètres (Figure 23):

- **Linareva (Li)**, premier site de « référence », est situé sur la côte Ouest de Moorea. Ce site est caractérisé par un très fort recouvrement corallien (70-80%) et d'une importante richesse spécifique composée des genres coralliens les plus représentatifs de Polynésie française (e.g. *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites*, *Pavona*, *Montipora*). La couverture algale en revanche est très faible, ce qui suggère un récif en bonne santé.

- **Vaiare 3 (V3)**, deuxième site de « référence », est situé sur la côte Est de Moorea. Le recouvrement corallien est important (~60%) ainsi que la richesse spécifique en corail, similaire à ce qui a été décrit pour le site précédent. Malgré la présence de macro-algues *Turbinaria* sp., le récif est apparu comme étant en bonne santé.

- **Maharepa (Ma)**, premier site 'impacté', est localisé sur la côté Nord-Est de Moorea. Ce site est localisé à l'embouchure d'une rivière (Vaitepupe) et à proximité d'un hôtel, suggérant des eaux riches en nutriments, en sédimentation, en contaminants, etc., notamment durant la saison des pluies. D'après les analyses bactériologiques répertoriées dans les rapports faits par le Ministère chargé de la Santé - Direction de la Santé - Centre d'Hygiène et de Salubrité Publique (CHSP), les eaux du Pearl Resort, à proximité du site, peuvent être

momentanément polluées et impropres à la baignade. La couverture corallienne et sa richesse spécifique y sont très faibles, tandis qu'une importante communauté d'algues colonise le site.

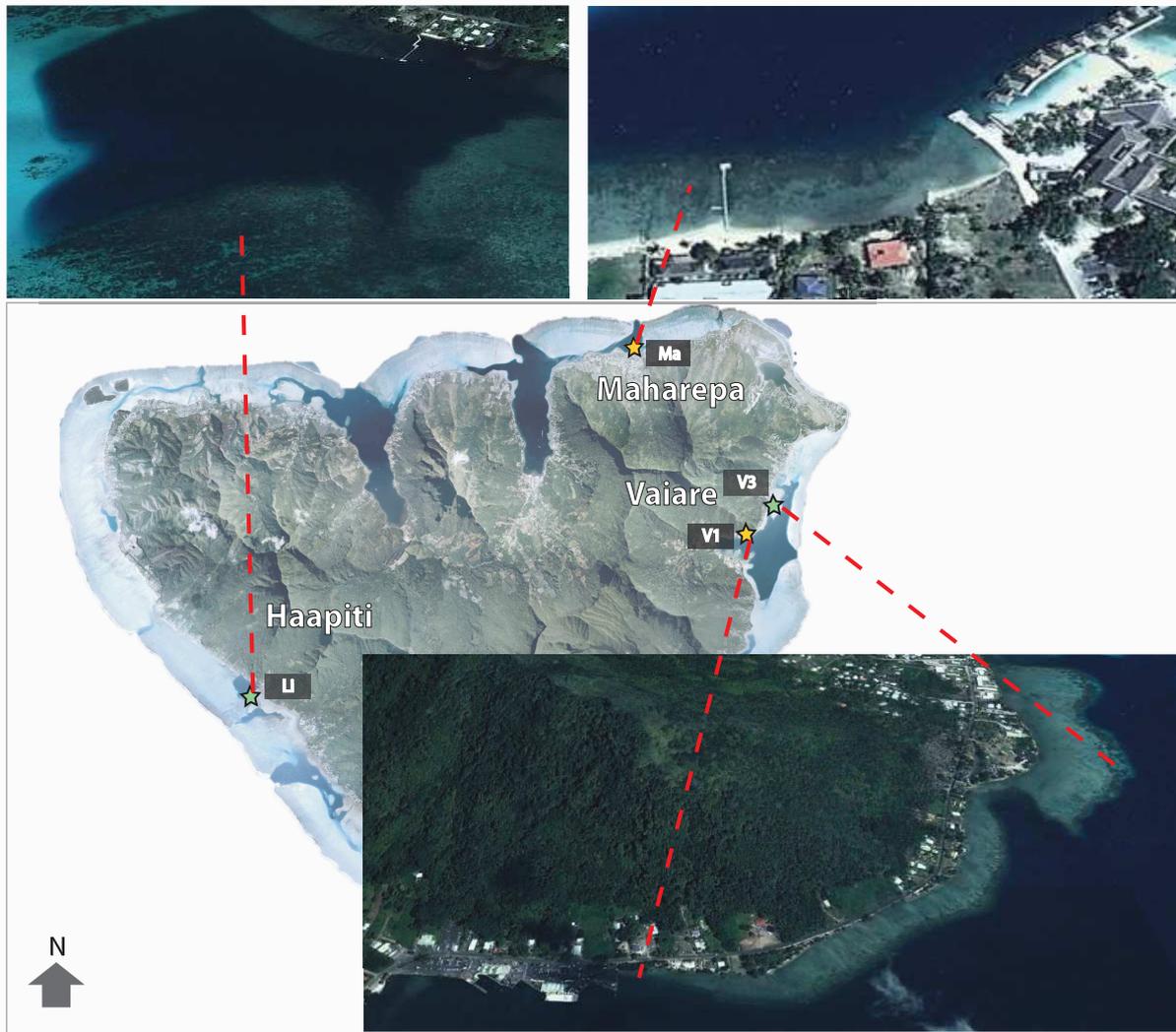


Figure 23 : Localisation des sites de suivi autour de Moorea, Vaiare côte Est avec les sites 'V1' et 'V3', Maharepa côte Nord avec le site 'Ma', et Haapiti côte Ouest avec le site 'Li'.

- **Vaiare 1 (V1)**, deuxième site 'impacté', sous influence anthropique, correspondant au quai des ferries de Moorea, est localisé sur la côte Est de Moorea. Le port de Vaiare est un site très fréquenté, dû aux flux quotidiens des ferries (navettes Moorea-Tahiti), à raison d'environ 8 rotations par jour. Celui-ci est caractérisé par une importante sédimentation, entre autres due à la remise en suspension des particules à chaque passage de bateaux. Ce site portuaire, avec une zone d'activité économique, laisse suggérer la présence possible de polluants (e.g. hydrocarbures). Malgré ces conditions supposées peu propices au développement des coraux, la couverture et la richesse spécifique en corail est néanmoins très importante (80-90%), faisant de ce site un cas original d'étude.

Grâce au suivi régulier (analyses bimensuelles) de différents paramètres environnementaux (voir **Chapitre II, partie III**), pouvant servir d'indicateurs de santé et/ou de pollution, ces quatre sites d'étude ont pu être caractérisés et comparés.

I.2 Caractérisation globale des sites

I.2.1 Les paramètres physiques, chimiques et biologiques globaux

L'ensemble des résultats environnementaux, regroupant les paramètres biologiques et physico-chimiques suivis de février 2010 à août 2012 à savoir, l'irradiance, le nano-micro et pico- phytoplancton, les nitrates, les nitrites, l'ammonium, le phosphate, le silicate, le taux de sédimentation, la température de l'eau et les précipitations est regroupé dans le Tableau 9.

I.2.1.1 Caractérisation entre saisons

Afin d'étudier l'importance des variations environnementales saisonnières au cours du suivi spatio-temporel, une analyse factorielle discriminante (AFD) pour les saisons (**Figure 24**) a été effectuée sur l'ensemble des données transformées par la fonction log+1.

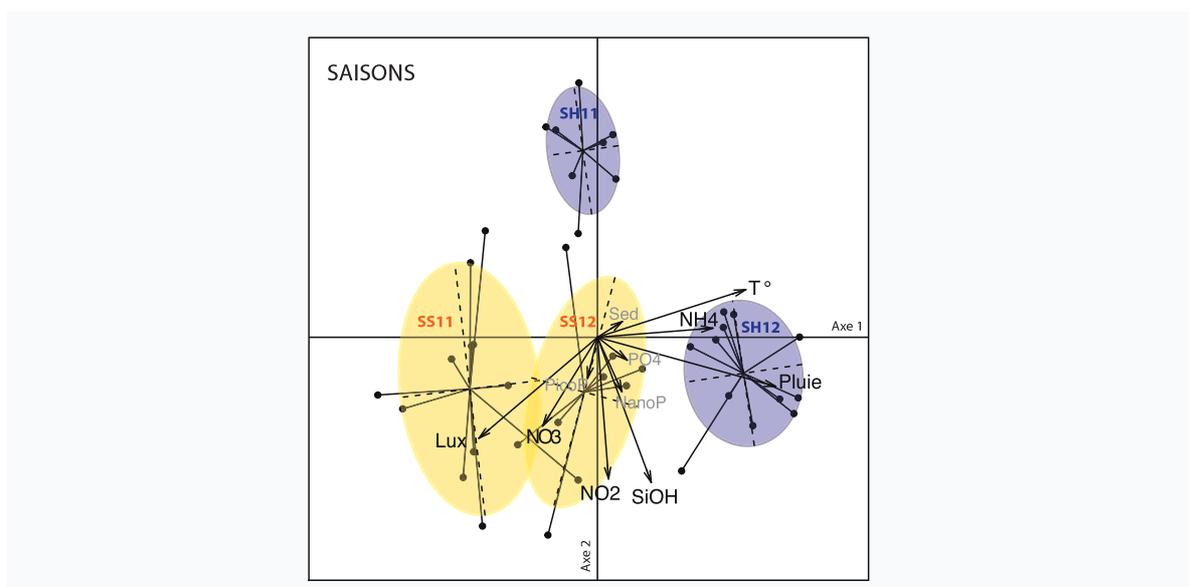


Figure 24 : Caractérisation des saisons sèches 2011 (SS11) et 2012 (SS12) et humides 2011 (SH11) et 2012 (SH12) par ACP discriminante (axe 1 et 2) selon les paramètres de lumière (Lux), phytoplancton nano-micro (NanoP) et pico- (PicoP), nitrates (NO₂), nitrites (NO₃), ammonium (NH₄), phosphate (PO₄), silicate (SiOH), sédimentation (Sed), température de l'eau (T°) et précipitations (Pluie).

Tableau 9 : Variations bimensuelles des paramètres environnementaux analysés sur les 4 récifs frangeants choisis pour le suivi spatio-temporel autour de Moorea entre février 2010 et août 2012. Les données sont exprimées par leur valeur moyenne \pm l'écart type

Station	Paramètre	Fev (T0)		Avr (T1)		Juin (T2)		Aoû (T3)		Oct (T4)		Dec (T5)		Fev (T6)		Avr (T7)		Juin (T8)		Aoû (T9)		
		Saison humide 2011 (SH11)		Saison sèche 2011 (SS11)		Saison humide 2012 (SH12)		Saison sèche 2012 (SS12)		Saison humide 2012 (SH12)		Saison sèche 2012 (SS12)		Saison humide 2012 (SH12)		Saison sèche 2012 (SS12)		Saison humide 2012 (SH12)		Saison sèche 2012 (SS12)		
Linareva (Li)	Nanomicro ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	0.064 \pm 0.00	0.145 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	0.07 \pm 0.01	0.059 \pm 0.01	0.352 \pm 0.05	0.055 \pm 0.01	0.056 \pm 0.00	0.074 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	0.074 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	0.074 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	0.074 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	0.074 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	0.074 \pm 0.00	0.055 \pm 0.01	
	Pico- ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	0.087 \pm 0.01	0.085 \pm 0.00	0.176 \pm 0.02	0.209 \pm 0.01	0.125 \pm 0.01	0.562 \pm 0.05	0.077 \pm 0.00	0.077 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00	0.064 \pm 0.00
	Sediment ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$)	ND	2.62 \pm 1.47	3.5 \pm 0.77	6.02 \pm 1.22	2.38 \pm 1.06	1.07 \pm 0.31	1.2 \pm 0.3	1.2 \pm 0.3	1.81 \pm 0.38	0.91 \pm 0.52	1.81 \pm 0.38	0.91 \pm 0.52	1.81 \pm 0.38	0.91 \pm 0.52	1.81 \pm 0.38	0.91 \pm 0.52	1.81 \pm 0.38	0.91 \pm 0.52	1.81 \pm 0.38	0.91 \pm 0.52	1.81 \pm 0.38
	NH ₄ ⁺ (μM)	0.107 \pm 0.01	0.129 \pm 0.01	0.052 \pm 0	0.085 \pm 0	0.167 \pm 0.01	0.173 \pm 0.04	0.256 \pm 0.08	0.173 \pm 0.04	0.205 \pm 0.02	0.041 \pm 0.01	0.173 \pm 0.04	0.205 \pm 0.02	0.041 \pm 0.01	0.173 \pm 0.04	0.205 \pm 0.02	0.041 \pm 0.01	0.173 \pm 0.04	0.205 \pm 0.02	0.041 \pm 0.01	0.173 \pm 0.04	0.205 \pm 0.02
	PO ₄ ³⁻ (μM)	0.317 \pm 0.04	0.373 \pm 0.01	0.544 \pm 0.09	0.41 \pm 0.06	0.319 \pm 0.07	0.555 \pm 0.2	0.122 \pm 0.09	0.555 \pm 0.2	0.534 \pm 0.13	0.227 \pm 0.01	0.555 \pm 0.2	0.534 \pm 0.13	0.227 \pm 0.01	0.555 \pm 0.2	0.534 \pm 0.13	0.227 \pm 0.01	0.555 \pm 0.2	0.534 \pm 0.13	0.227 \pm 0.01	0.555 \pm 0.2	0.534 \pm 0.13
	NO ₃ ⁻ (μM)	ND	0.19 \pm 0.04	0.367 \pm 0.01	0.796 \pm 0.53	1.198 \pm 0.04	1.254 \pm 0.03	1.23 \pm 0.13	1.254 \pm 0.03	0.506 \pm 0.08	0.287 \pm 0.03	1.254 \pm 0.03	0.506 \pm 0.08	0.287 \pm 0.03	1.254 \pm 0.03	0.506 \pm 0.08	0.287 \pm 0.03	1.254 \pm 0.03	0.506 \pm 0.08	0.287 \pm 0.03	1.254 \pm 0.03	0.506 \pm 0.08
	NO ₂ ⁻ (μM)	ND	0.025 \pm 0.01	0.011 \pm 0	0.018 \pm 0.01	0.018 \pm 0.01	0.033 \pm 0	0.049 \pm 0	0.049 \pm 0	0.039 \pm 0.01	0.031 \pm 0.01	0.049 \pm 0	0.039 \pm 0.01	0.031 \pm 0.01	0.049 \pm 0	0.039 \pm 0.01	0.031 \pm 0.01	0.049 \pm 0	0.039 \pm 0.01	0.031 \pm 0.01	0.049 \pm 0	0.039 \pm 0.01
	SiOH (μM)	ND	1.889 \pm 0.06	2.468 \pm 0.03	3.965 \pm 1.5	10.155 \pm 0.3	15.425 \pm 1.74	8.283 \pm 0.27	15.425 \pm 1.74	7.266 \pm 1.76	3.068 \pm 0.03	15.425 \pm 1.74	7.266 \pm 1.76	3.068 \pm 0.03	15.425 \pm 1.74	7.266 \pm 1.76	3.068 \pm 0.03	15.425 \pm 1.74	7.266 \pm 1.76	3.068 \pm 0.03	15.425 \pm 1.74	7.266 \pm 1.76
	Précipitations (mm.jr^{-1})	347.8 \pm 10.36	169.7 \pm 6.12	194.4 \pm 6.30	55 \pm 3.26	216.6 \pm 11.70	349 \pm 17.71	586.8 \pm 21.36	349 \pm 17.71	313 \pm 10.82	298.1 \pm 15.15	349 \pm 17.71	586.8 \pm 21.36	313 \pm 10.82	298.1 \pm 15.15	349 \pm 17.71	586.8 \pm 21.36	313 \pm 10.82	298.1 \pm 15.15	349 \pm 17.71	586.8 \pm 21.36	313 \pm 10.82
	T° (°C)	27.24 \pm 0.37	28.17 \pm 0.41	27.45 \pm 0.62	26.53 \pm 0.40	26.52 \pm 0.39	27.40 \pm 0.1	28.25 \pm 0.85	27.40 \pm 0.1	29.18 \pm 0.61	28.28 \pm 0.61	27.40 \pm 0.1	28.25 \pm 0.85	29.18 \pm 0.61	28.28 \pm 0.61	29.18 \pm 0.61	28.28 \pm 0.61	29.18 \pm 0.61	28.28 \pm 0.61	29.18 \pm 0.61	28.28 \pm 0.61	29.18 \pm 0.61
Nano-micro ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	0.099 \pm 0.02	0.119 \pm 0.00	0.069 \pm 0.01	0.109 \pm 0.02	0.112 \pm 0.03	0.382 \pm 0.04	0.610 \pm 0.03	0.382 \pm 0.04	0.195 \pm 0.01	0.221 \pm 0.02	0.382 \pm 0.04	0.610 \pm 0.03	0.195 \pm 0.01	0.221 \pm 0.02	0.382 \pm 0.04	0.610 \pm 0.03	0.195 \pm 0.01	0.221 \pm 0.02	0.382 \pm 0.04	0.610 \pm 0.03	0.195 \pm 0.01	
Vaïare (V3)	Pico- ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	0.093 \pm 0.03	0.206 \pm 0.01	0.129 \pm 0.01	0.207 \pm 0.01	0.119 \pm 0.02	0.161 \pm 0.01	0.288 \pm 0.02	0.102 \pm 0.00	0.1445 \pm 0.00	0.102 \pm 0.00	0.161 \pm 0.01	0.288 \pm 0.02	0.102 \pm 0.00	0.1445 \pm 0.00	0.102 \pm 0.00	0.161 \pm 0.01	0.288 \pm 0.02	0.102 \pm 0.00	0.1445 \pm 0.00	0.102 \pm 0.00	0.161 \pm 0.01
	Sediment ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$)	2.08 \pm 0.49	4.12 \pm 2.45	3.76 \pm 2.59	3.76 \pm 3.39	1.96 \pm 2.49	2.13 \pm 1.2	3.67 \pm 3.57	2.13 \pm 1.2	3.23 \pm 2.11	4.2 \pm 0.42	3.67 \pm 3.57	2.13 \pm 1.2	3.23 \pm 2.11	4.2 \pm 0.42	3.67 \pm 3.57	2.13 \pm 1.2	3.23 \pm 2.11	4.2 \pm 0.42	3.67 \pm 3.57	2.13 \pm 1.2	3.23 \pm 2.11
	NH ₄ ⁺ (μM)	0.215 \pm 0.02	0.18 \pm 0.01	0.059 \pm 0	0.231 \pm 0.02	0.088 \pm 0.02	0.394 \pm 0.01	0.254 \pm 0.02	0.394 \pm 0.01	0.314 \pm 0.09	0.18 \pm 0.01	0.394 \pm 0.01	0.254 \pm 0.02	0.314 \pm 0.09	0.18 \pm 0.01	0.394 \pm 0.01	0.254 \pm 0.02	0.314 \pm 0.09	0.18 \pm 0.01	0.394 \pm 0.01	0.254 \pm 0.02	0.314 \pm 0.09
	PO ₄ ³⁻ (μM)	0.317 \pm 0.03	0.348 \pm 0.05	0.593 \pm 0.03	0.359 \pm 0.06	0.295 \pm 0.07	0.446 \pm 0.02	0.236 \pm 0.15	0.446 \pm 0.02	0.399 \pm 0.06	0.25 \pm 0.01	0.446 \pm 0.02	0.236 \pm 0.15	0.399 \pm 0.06	0.25 \pm 0.01	0.446 \pm 0.02	0.236 \pm 0.15	0.399 \pm 0.06	0.25 \pm 0.01	0.446 \pm 0.02	0.236 \pm 0.15	0.399 \pm 0.06
	NO ₃ ⁻ (μM)	ND	0.03 \pm 0.01	0.562 \pm 0.1	0.666 \pm 0.36	28.214 \pm 1.79	0.898 \pm 0.01	1.163 \pm 0.05	0.898 \pm 0.01	1.122 \pm 0.62	0.496 \pm 0.05	0.898 \pm 0.01	1.163 \pm 0.05	0.496 \pm 0.05	1.122 \pm 0.62	0.496 \pm 0.05	1.122 \pm 0.62	0.496 \pm 0.05	1.122 \pm 0.62	0.496 \pm 0.05	1.122 \pm 0.62	0.496 \pm 0.05
	NO ₂ ⁻ (μM)	ND	0.006 \pm 0	0.051 \pm 0.01	0.049 \pm 0.01	0.107 \pm 0.01	0.059 \pm 0	0.064 \pm 0	0.059 \pm 0	0.082 \pm 0.04	0.043 \pm 0	0.059 \pm 0	0.064 \pm 0	0.059 \pm 0	0.082 \pm 0.04	0.043 \pm 0	0.059 \pm 0	0.082 \pm 0.04	0.043 \pm 0	0.059 \pm 0	0.082 \pm 0.04	0.043 \pm 0
	SiOH (μM)	ND	2.854 \pm 1.37	3.055 \pm 0.1	2.637 \pm 0.32	23.581 \pm 3.22	8.49 \pm 0.09	4.451 \pm 0.44	8.49 \pm 0.09	6.522 \pm 1.6	3.281 \pm 0	8.49 \pm 0.09	4.451 \pm 0.44	6.522 \pm 1.6	3.281 \pm 0	8.49 \pm 0.09	4.451 \pm 0.44	6.522 \pm 1.6	3.281 \pm 0	8.49 \pm 0.09	4.451 \pm 0.44	6.522 \pm 1.6
	Précipitations (mm.jr^{-1})	186.3 \pm 6.75	53.2 \pm 2.63	226 \pm 11.62	45.4 \pm 2.83	98.4 \pm 4.8	480.9 \pm 19.71	593.7 \pm 21.35	480.9 \pm 19.71	482.6 \pm 23.29	253.5 \pm 11.38	480.9 \pm 19.71	593.7 \pm 21.35	482.6 \pm 23.29	253.5 \pm 11.38	480.9 \pm 19.71	593.7 \pm 21.35	482.6 \pm 23.29	253.5 \pm 11.38	480.9 \pm 19.71	593.7 \pm 21.35	482.6 \pm 23.29
	T° (°C)	27.51 \pm 0.54	28.39 \pm 0.31	27.56 \pm 0.59	26.71 \pm 0.44	26.86 \pm 0.52	27.48 \pm 0.88	28.44 \pm 1.02	27.48 \pm 0.88	29.27 \pm 0.70	28.39 \pm 0.66	27.48 \pm 0.88	28.44 \pm 1.02	29.27 \pm 0.70	28.39 \pm 0.66	29.27 \pm 0.70	28.39 \pm 0.66	29.27 \pm 0.70	28.39 \pm 0.66	29.27 \pm 0.70	28.39 \pm 0.66	29.27 \pm 0.70
	Nano-micro ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	0.196 \pm 0.03	0.247 \pm 0.05	0.367 \pm 0.06	0.191 \pm 0.03	0.092 \pm 0.01	0.707 \pm 0.01	0.273 \pm 0.02	0.707 \pm 0.01	0.322 \pm 0.09	0.206 \pm 0.02	0.707 \pm 0.01	0.273 \pm 0.02	0.322 \pm 0.09	0.206 \pm 0.02	0.707 \pm 0.01	0.273 \pm 0.02	0.322 \pm 0.09	0.206 \pm 0.02	0.707 \pm 0.01	0.273 \pm 0.02	0.322 \pm 0.09
Pico- ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	0.23 \pm 0.03	0.34 \pm 0.01	0.329 \pm 0.02	0.391 \pm 0.03	0.317 \pm 0.01	0.255 \pm 0.01	0.318 \pm 0.01	0.255 \pm 0.01	0.259 \pm 0.05	0.355 \pm 0.01	0.255 \pm 0.01	0.318 \pm 0.01	0.259 \pm 0.05	0.355 \pm 0.01	0.255 \pm 0.01	0.318 \pm 0.01	0.259 \pm 0.05	0.355 \pm 0.01	0.255 \pm 0.01	0.318 \pm 0.01	0.259 \pm 0.05	
Sediment ($\text{mg.cm}^{-2}.\text{jr}^{-1}$)	12.83 \pm 3.65	9.7 \pm 1.79	13.17 \pm 3.21	16.78 \pm 3.81	10 \pm 6.76	13.51 \pm 8.79	13.01 \pm 8.38	13.51 \pm 8.79	12.03 \pm 7.71	9.7 \pm 4.53	13.51 \pm 8.79	13.01 \pm 8.38	12.03 \pm 7.71	9.7 \pm 4.53	13.51 \pm 8.79	13.01 \pm 8.38	12.03 \pm 7.71	9.7 \pm 4.53	13.51 \pm 8.79	13.01 \pm 8.38	12.03 \pm 7.71	
Vaïare (V1)	NH ₄ ⁺ (μM)	0.393 \pm 0.016	0.317 \pm 0.053	0.093 \pm 0.008	0.565 \pm 0.101	0.157 \pm 0.018	0.662 \pm 0.145	0.425 \pm 0.09	0.662 \pm 0.145	0.445 <												

D'après l'axe 1 (45,93% de la variance totale) de l'AFD, la saison humide 2012 est fortement corrélée aux fortes températures, précipitations et teneurs en ammonium (NH_4^+), et donc distincte des saisons sèches de 2011 et 2012 caractérisées par une forte irradiance. En revanche l'axe 2 (31,51% de la variance totale) souligne la spécificité de la saison humide 2011, associée à de fortes températures, mais anti-corrélée aux paramètres de luminosité et de nutriments tels que les silicates (SiOH), les nitrates (NO_3^-) et les nitrites (NO_2^-).

I.2.1.2 Caractérisation entre sites

De la même manière que précédemment, afin de visualiser les grandes caractéristiques de chacun des sites, une analyse factorielle discriminante (AFD) pour les sites a été effectuée sur l'ensemble des données environnementales représentées graphiquement, indépendamment de la période d'échantillonnage (Figure 25a). Cette analyse montre, sur le premier axe (42,14% de la variance totale), une corrélation des valeurs de sédimentation avec celles des nutriments azotés (NO_2^- et NH_4^+), phosphatés (PO_4^{2-}), ainsi que des pico- (PicoP) et nano-micro-phytoplancton (NanoP). Le deuxième axe (36,76% de la variance totale) montre que les variables du nano-micro-phytoplancton (NanoP) et de l'irradiance (Lux) sont opposées à celle du pico-phytoplancton (PicoP). Les ellipses, regroupant au moins 95% des projections des différentes valeurs de chacun des sites sur le graphe, permettent de visualiser que les valeurs environnementales recueillies sur chaque site se distinguent de celles d'un autre site au regard de la répartition des variables sur les deux premières composantes. Ainsi, les sites 'V1' et 'Ma' sont caractérisés par des eaux proportionnellement plus chargées en sédiments et en nutriments azotés et phosphatés, et d'une faible irradiance par rapport aux autres sites. Ces deux sites se différencient au niveau de leurs communautés phytoplanctoniques et irradiance, 'V1' étant plus riche en fraction pico ($<2 \mu\text{m}$) et 'Ma' en fraction nano-micro ($>2 \mu\text{m}$) avec une plus forte irradiance. A l'opposé, les sites 'V3' et 'Li' présentent des eaux beaucoup moins chargées (faibles teneurs en nutriments et en sédiments) et sont associés à une irradiance (Lux) plus élevée qu'à 'V1'.

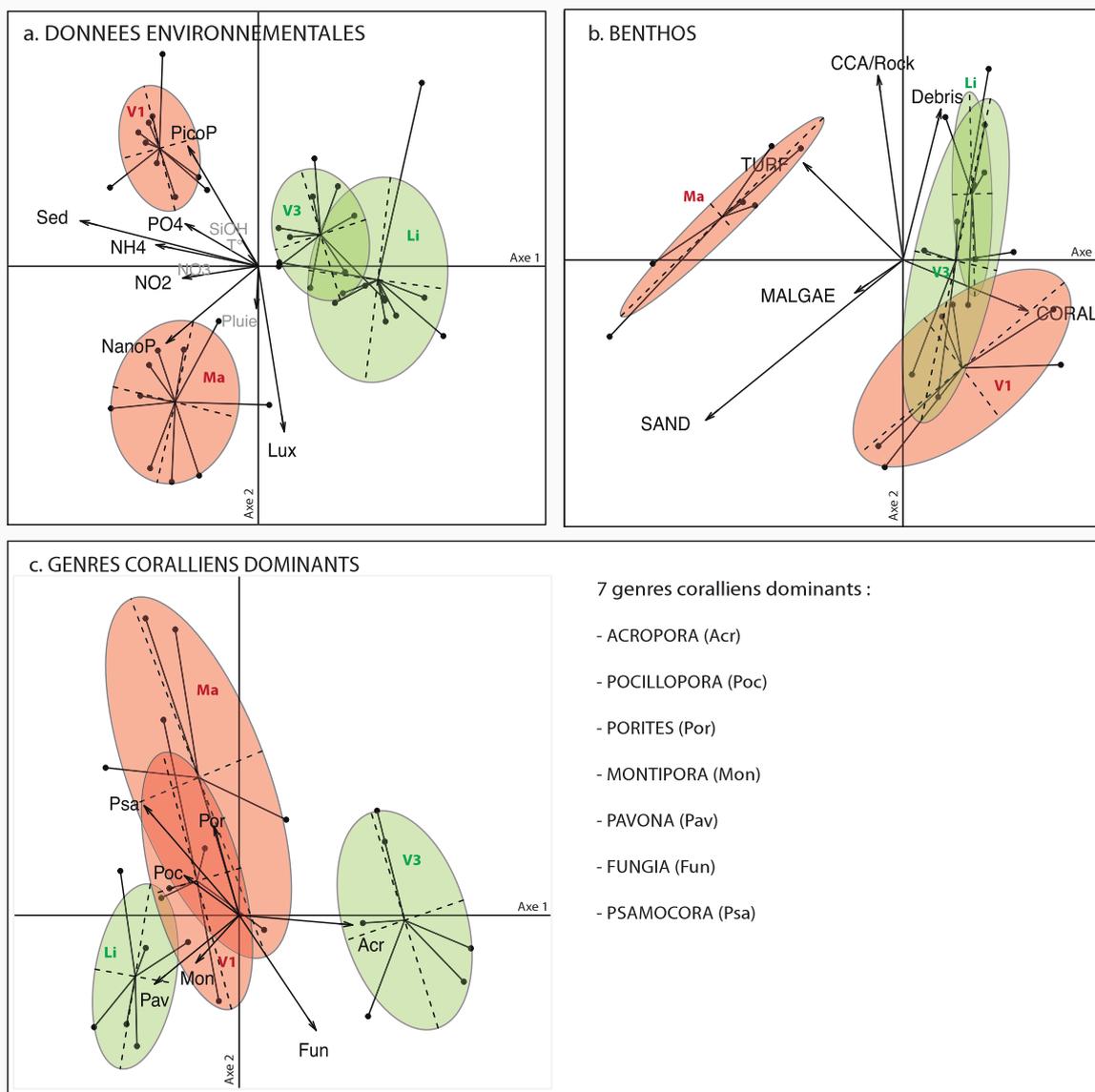


Figure 25 : Caractérisation des sites: a) AFD des données environnementales (axes 1 et 2) avec les différents paramètres de lumière (Lux), phytoplancton nano-micro- (NanoP) et pico- (PicoP), nitrates (NO₂), nitrites (NO₃), ammonium (NH₄), phosphate (PO₄), silicate (SiOH), sédimentation (Sed), température de l'eau (T°) et précipitations (Pluie) ; b) AFC (axes 1 et 2) de la composition benthique avec le corail (CORAL), les macro algues (MALGAE), le gazon algal (TURF), le sable (SAND), les débris coralliens (Debris) et les algues calcaires encroûtantes sur substrat (CCA/Rock) ; et c) AFC (axes 1 et 2) des genres coralliens dominants: Acropora (Acr), Pocillopora (Poc), Porites (Por), Montipora (Mon), Pavona (Pav), Fungia (Fun) et Psamocora (Psa). Les ellipses sont délimitées comme matérialisant au moins 95% des points projetés (1 par variable) selon les sites Vaiare 1 (V1), Vaiare 3 (V3), Maharepa (Ma) et Linareva (Li).

I.2.1.3 Composition benthique globale

I.2.1.3.a Les groupes benthiques

Au niveau de la composition des communautés benthiques, les données obtenues par

transects points intercepts (6 x 2 m) ont été analysées avec une analyse factorielle des correspondances (AFC). Par cette analyse, les valeurs de couverture corallienne apparaissent négativement corrélées à celles des variables de turf et de sable sur l'axe 1 représentant 40,73% de la variance totale (Figure 25b). Le 2^{ème} axe (28,71% de variance totale) oppose le sable aux débris coralliens, aux algues calcaires encroûtantes sur roche (CCA/rock) et au turf. Ces deux premiers axes mettent en avant, une nette différenciation du site 'Ma' des autres sites, dominé à la fois par du turf à 37±10% (gazon algal), du sédiment sablo-vaseux à 24±16% (plutôt vaseux) et une très faible proportion de corail, n'excédant pas les 10%. En revanche, les trois autres sites présentent par ordre croissant des parts importantes de corail, soit 46±7% à 'V3', 47±7% à 'Li' et 59±12% à 'V1'. Les sites de 'Li' et 'V3' ne se distinguent pas l'un de l'autre sur ces deux premiers axes et possèdent une plus importante proportion de débris que le site 'V1' qui présente un caractère sablo-vaseux plus important qu'eux.

I.2.1.3.b Les genres coralliens dominants

L'étude détaillée des genres coralliens dominants sur les sites du suivi spatio-temporel permet de mettre en avant sept principaux genres, à savoir : *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*, les trois genres dominants de l'Indo-Pacifique, ainsi que *Montipora*, *Pavona*, *Fungia* et *Psamocora*, également des genres communs sur les récifs de Moorea (*comm. pers.*). Leur répartition au sein des différents sites, analysée par AFC (Figure 25c), diffère, notamment pour le site 'V3' qui est dominé par des communautés coralliennes appartenant au genre *Acropora* (Axe 1 représentant 40.42% de la variance totale). En effet, ce site présente de nombreux amas d'*A. pulchra* posés sur le sable, espèce sensible aux stress environnementaux et de croissance rapide. A l'opposé, le site 'Li', qui possède également un grand nombre de colonies tabulaires d'*A. cytherea*, se distingue des autres sites par une proportion plus importante de coraux des genres *Pavona* et *Montipora*. L'axe 2 de l'AFC (25,44% de la variance totale) permet la distinction du site 'Ma', largement représenté par les coraux du genre *Porites*, notamment l'espèce très résistante *P. rus* (*comm. pers.*) par rapport aux genres *Fungia* et *Montipora* plutôt représentatifs des sites 'Li' et 'V1'. Globalement, l'AFC met en avant une plus haute diversité corallienne aux sites 'Li' et 'V1' et une plus forte spécificité des sites 'V3' et 'Ma', associés tous les deux à un genre corallien préférentiel.

I.3 Les variations des paramètres environnementaux au cours du suivi spatio-temporel

I.3.1 Caractéristiques physiques et météorologiques

I.3.1.1 Températures des eaux

Les températures moyennes des eaux de surfaces, enregistrées au cours du suivi, permettent de distinguer les saisons froides (températures moyennes de 27°C et 27.6°C en 2011 et 2012) ou chaudes (températures moyennes de 27.9°C et 28.3°C en 2011 et 2012). C'est au cours de la saison chaude de 2012 que les températures ont été maximales, atteignant les 30°C entre fin février et début mars (ANOVA : $df=3$, $F=5,52$, $p<0.005$). Les profils de température du suivi (Figure 26) ne présentent pas de différence significative entre les sites en fonction des saisons (ANOVA ; $df=3$, $F=0.1$, $p=0.96$).

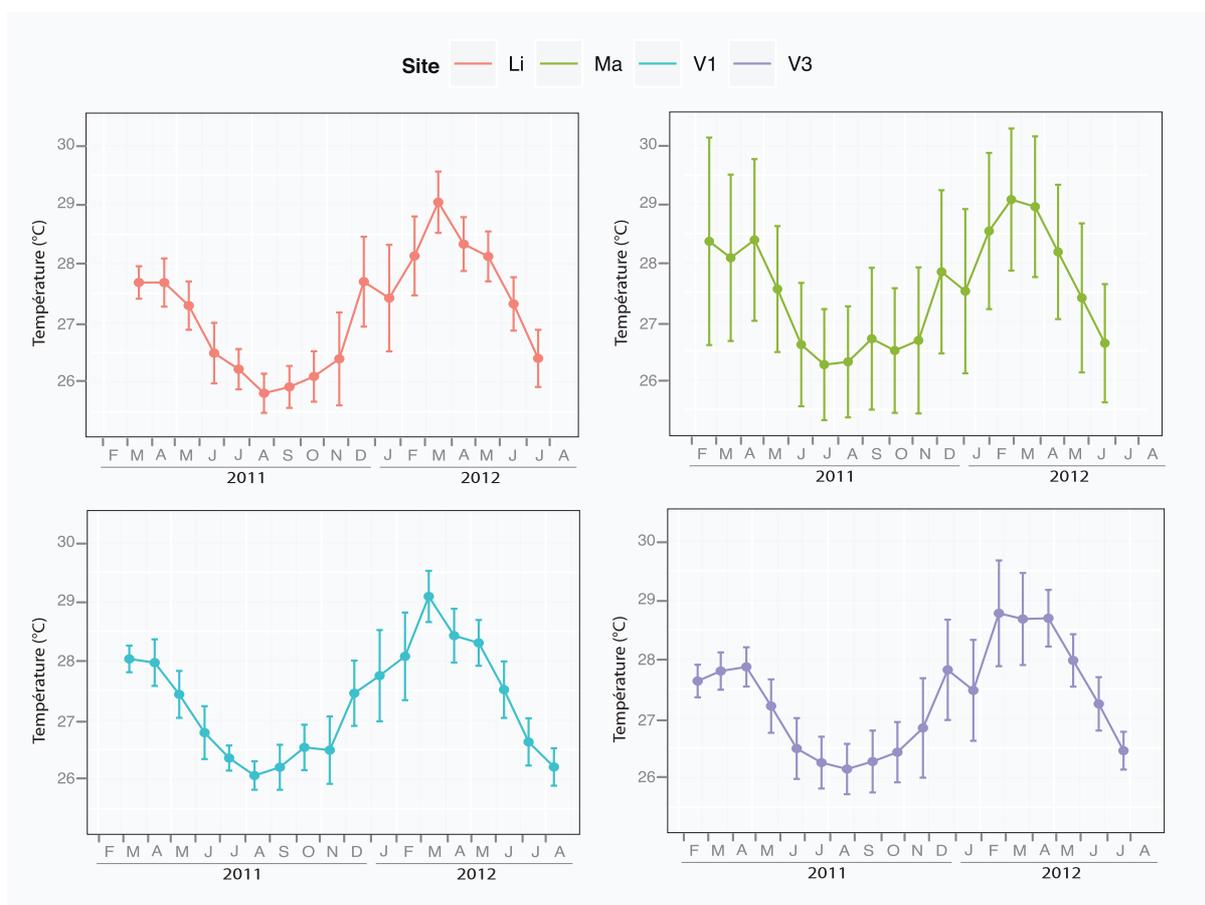


Figure 26 : Courbes de température sur les différents sites de suivis de février 2011 à août 2012 : moyennées par mois.

I.3.1.2 L'irradiance

Afin de tester les variations d'irradiance spatio-temporelles, l'analyse a été effectuée sur les valeurs maximales enregistrées sur chacun des sites à une saison donnée, soit les valeurs correspondant à midi (12:00 PM) sur 7 jours consécutifs. Ces valeurs maximales de radiations solaires reçues indiquent une importante variation à la fois à l'échelle spatiale et saisonnière (ANOVA : $df=3$, $F=6.101$, $p=0.002$). De manière générale, l'irradiance est plus élevée durant la saison sèche que la saison humide, avec des différences de valeurs entre les sites (Figure 27). De fortes valeurs de radiations reçues en surface ont été enregistrées sur le site 'Ma' durant la saison sèche ($12\,629 \pm 3\,280$ PAR), nettement distinctes à la fois des valeurs obtenues sur les sites 'V1' et 'V3' de la côte Est (respectivement $4\,576 \pm 1\,761$ et $3\,963 \pm 3\,734$ PAR; $p < 0.001$) et du site 'Li' ($7\,182 \pm 4\,883$ PAR; $p = 0.02$). En revanche, lors de la saison humide, l'irradiance est relativement homogène entre les sites, avec des valeurs comprises entre $2\,074 \pm 778$ et $4\,851 \pm 1\,225$ PAR.

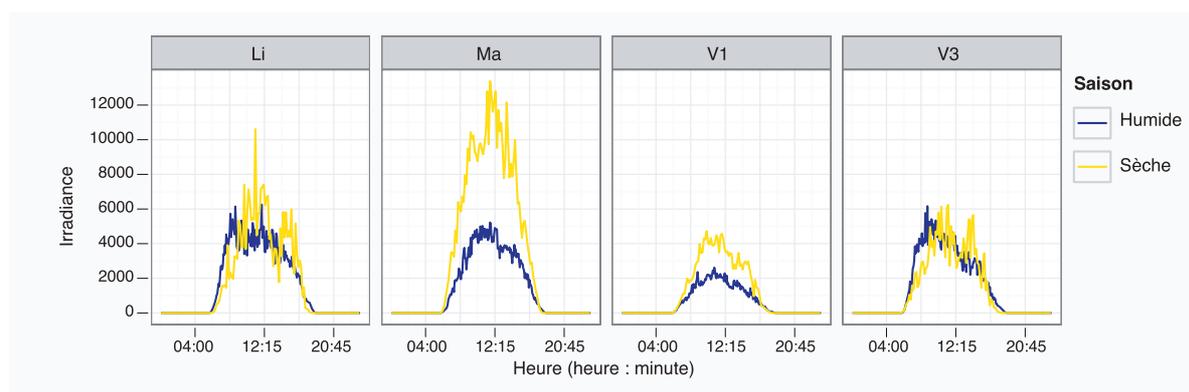


Figure 27 : Cycle journalier moyen (sur 7 jours) des irradiances (PAR) enregistrées sur les différents sites de suivi au cours des saisons sèches et humides.

I.3.1.3 Précipitations

Les précipitations enregistrées quotidiennement aux différentes stations (Figure 28) ont été cumulées entre chacune des périodes d'échantillonnage, soit tous les deux mois (~60 jours) pour l'analyse globale avec les autres facteurs environnementaux (Tableau 9). Les taux de précipitations obtenus reflètent les caractéristiques d'un climat tropical, avec une alternance entre les saisons sèches et humides (ANOVA transformation en $\log+1$; $df=3$, $F=13,12$, $p < 0,001$). Plus précisément, la saison humide de 2012, correspondant à la période de décembre 2011 à avril 2012, a été marquée par les plus fortes précipitations comprises, entre

313 et 587 mm.jr⁻¹ à ‘Li’, 481 et 594 mm.jr⁻¹ aux sites ‘V1’ et ‘V3’ (station côte Est), et entre 520 et 703 mm.jr⁻¹ au site ‘Ma’.

De manière plus générale, la côte Nord, où est localisé le site ‘Ma’, a subi les plus fortes fréquences de précipitations avec 49-75% et 51-89% de jours pluvieux aux saisons sèches et humides, respectivement. Par ailleurs, les plus fortes hauteurs de précipitations totales sur deux mois y ont également été enregistrées, comprises dans une gamme allant de 67 à 452 mm en saison sèche et de 126 à 703 mm en saison humide. La côte Est, comprenant ‘V1’ et ‘V3’, a souvent été enregistrée avec les précipitations les plus faibles lors des saisons sèches, avec une pluviométrie cumulée comprise entre 45 et 253 mm en saison sèche avec des fréquences de précipitations allant de 23 à 46%. Pour ces mêmes saisons sèches, le site ‘Li’, situé sur la côte Ouest, a été exposé à des hauteurs de précipitations cumulées sur deux mois allant de 55 à 298 mm avec des fréquences quotidiennes de pluie allant de 13 à 34%. Lors de la saison humide, les hauteurs de pluies cumulées ont été enregistrées dans des gammes allant de 53 à 594 mm (19-68% de jours pluvieux) pour les sites de la côte Est et de 170-587 mm (29-50% jours pluvieux par période) pour le site ‘Li’.

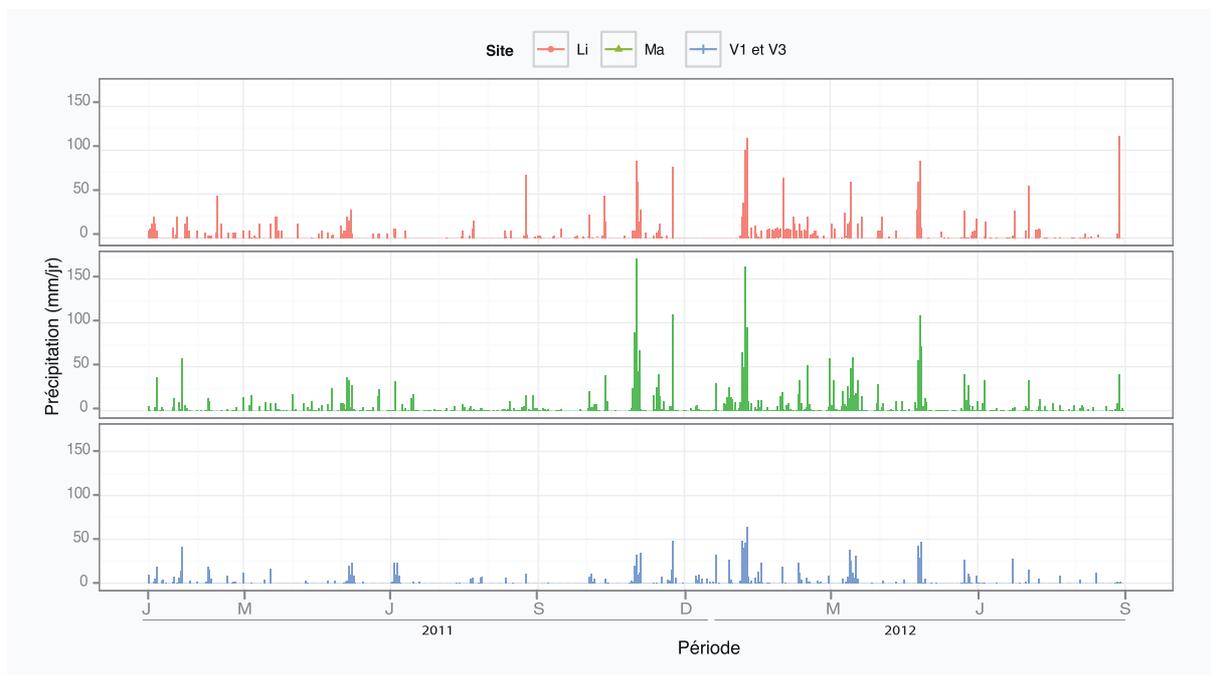


Figure 28 : Précipitations (mm.jr⁻¹) sur les différents sites de suivi durant la période de janvier 2011 à août 2012.

Ces quelques différences de pluviométrie, en fréquence et hauteur de précipitations, liées à l’exposition géographique (orientation cardinale Nord, Est ou Ouest) ne sont cependant

pas discriminantes statistiquement, en raison d'une grande variabilité des valeurs observées pour une période donnée sur chaque site (ANOVA transformation en log+1; df=3, F=0.80, p=0.51).

I.3.1.4 La sédimentation

Les taux de sédimentation moyens diffèrent très distinctement à l'échelle spatiale et saisonnière (ANOVA transformation en log+1 : df=9, F=13.78, p<0.001).

Sur l'ensemble du suivi (Figure 29), les sites 'Li' et 'V3' ont été caractérisés par de très faibles taux de sédimentation, compris respectivement entre 0,91 et 6,02 mg.cm⁻².jr⁻¹ et 1,96 et 4,12 mg.cm⁻².jr⁻¹ (Tableau 9). Le site 'Ma' a été caractérisé par des taux intermédiaires, 4 fois plus importants (test de Tukey : p<0.001), compris entre un *minima* de 1,9 mg.cm⁻².jr⁻¹ et un *maxima* de 12,55 mg.cm⁻².jr⁻¹. La plus forte amplitude de sédimentation a été enregistrée sur ce site, durant la période de février 2012, avec un taux de plus de 20 mg.cm⁻².jr⁻¹. Enfin, le site 'V1' présente des conditions stables de très fortes sédimentations, comprises entre 9,43 et 13,51 mg.cm⁻².jr⁻¹. Ce site, très contrasté, est donc significativement distinct des trois autres sites (test de Tukey : p<0.001).

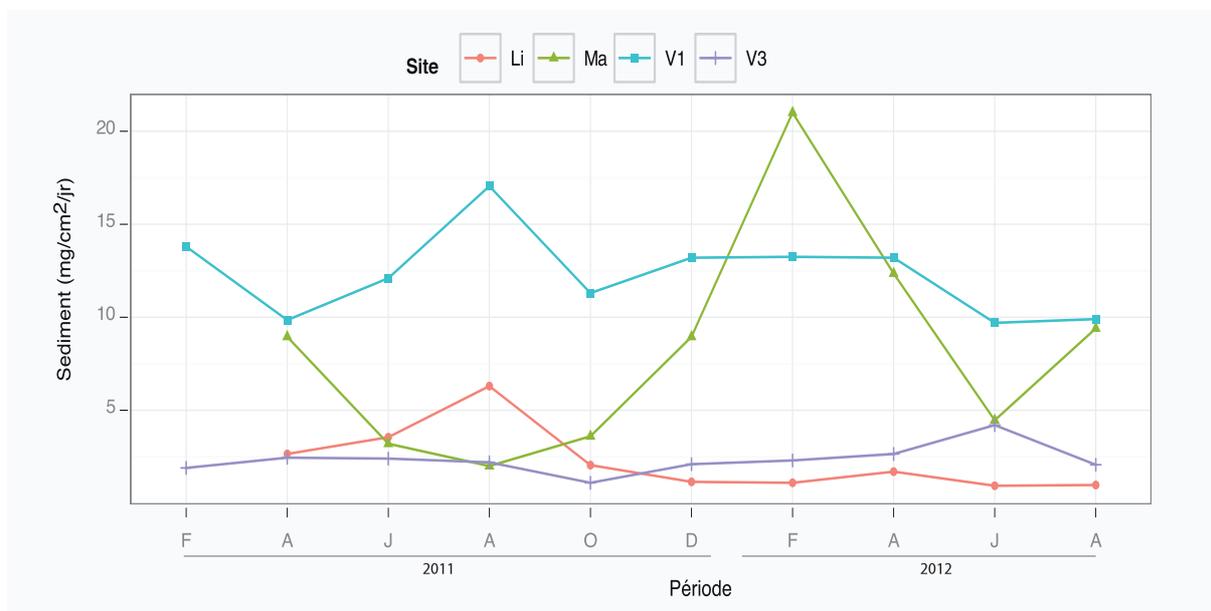


Figure 29 : Taux de sédimentation (mg.cm².jr⁻¹) sur les différents sites de suivi durant la période de février 2011 à août 2012.

I.3.1.5 Les polluants (e.g. pesticides, hydrocarbures)

Les analyses de la composition des sédiments (cf Mat et Met) n'ont révélé aucune trace de pesticides et/ou hydrocarbures, même sur le site de 'V1' à proximité du quai du ferry.

I.3.2 Caractéristiques chimiques et biologiques

I.3.2.1 Nutriments

Les teneurs en ammonium (NH_4^+) diffèrent entre les sites et les saisons ($df=9$, $F=3,495$, $p<0,001$). A l'échelle temporelle, seule la saison humide de 2012 (moyenne de $0,279 \mu\text{M}$ entre décembre 2011 et avril 2012) se distingue des autres saisons avec une augmentation des concentrations d'ammonium d'un facteur 4 en décembre sur chaque site, exceptée pour 'Li' (Figure 30).

Le site 'Li' a ainsi montré les plus faibles valeurs d'ammonium comprises entre $0,041$ et $0,256 \mu\text{M}$ (Tableau 9), le différenciant des autres sites 'V1' (test de Tukey : $p<0,001$), 'Ma' (test de Tukey : $p<0,001$) et 'V3' (test de Tukey : $p=0,0054$). Par ailleurs, le site 'V3' a été enregistré avec des valeurs comprises entre $0,06$ à $0,39 \mu\text{M}$, soit dans une gamme proche mais légèrement supérieure à celle de 'Li', le distinguant également du site de 'V1', récif le plus enrichi ($0,07$ et $0,66 \mu\text{M}$). Enfin, le site de 'Ma' associé à des concentrations allant de $0,09$ à $0,59 \mu\text{M}$, n'a pas été dissocié des sites 'V1' et 'V3'.

Globalement, les teneurs en NH_4^+ ont suivi des évolutions similaires, mais dans des gammes distinctes selon les sites, les deux extrêmes étant 'Li' (plus faible) et 'V1' (plus élevé).

Les concentrations de phosphate inorganique dissous (PO_4^{2-}) indiquent une importante hétérogénéité à échelle spatiale (ANOVA : transformation en $\log+1$: $df=3$, $F=16,985$, $p<0,001$). Le site de 'V1' a montré, tout au long du suivi, les teneurs les plus élevées ($0,29$ - $0,86 \mu\text{M}$), significativement différentes de celles des trois autres sites (Tableau 1 ; Figure 30). Le site 'Ma', étant le deuxième site le plus enrichi en nutriments phosphatés ($0,21$ à $0,80 \mu\text{M}$), se différencie du site 'V3' (test de Tukey : $p=0,02$) caractérisé par des teneurs assez faibles ($0,22$ - $0,59 \mu\text{M}$). Au niveau des saisons, des teneurs plus faibles ont été observées durant les saisons humide 2011 (moyenne= de $0,31 \mu\text{M}$) et sèche 2012 (moyenne de $0,23 \mu\text{M}$), les différenciant des deux autres saisons (saisons sèche 2011 et humide 2012 $\sim 0,45 \mu\text{M}$; ANOVA transformation en $\log+1$: $F=28,90$, $p<0,001$).

Globalement, les teneurs en PO_4^{2-} sont significativement différentes entre les sites, 'V3' étant le plus faible et 'V1' le plus élevé, mais ont suivi des évolutions similaires.



Figure 30 : Courbes de variations des teneurs en nutriments dans la colonne d'eau des différents récifs frangeant de février 2011 à août 2012 : ammonium (NH_4^+), phosphate (PO_4^{2-}), et de avril 2011 à août 2012 : nitrates (NO_3^{2-}), silicates (SiOH) et nitrites (NO_2^-).

Les eaux du lagon de Moorea présentent de faibles concentrations en **nitrates** (NO_3^{2-}), la plupart du temps comprises entre 0,03 et 1,25 μM (Figure 30). Néanmoins, il a été noté un épisode important d'enrichissement en NO_3^- durant le mois d'octobre 2011, avec des teneurs de 25-30 μM aux sites 'V3', 'V1' et 'Ma' (Tableau 9), différenciant cette saison sèche 2011 des trois autres saisons (ANOVA : transformation en log+1: $\text{df}=3$, $F=8,37$, $p<0,001$). Les concentrations moyennes en nitrates, enregistrées au cours du suivi, ne diffèrent pas entre les sites (ANOVA : transformation en log+1: $\text{df}=3$, $F=1,025$, $p=0,386$).

Les nitrites (NO_2^-), présents dans la colonne d'eau, sont restés en très faibles concentrations durant tout le suivi ($<0,11 \mu\text{M}$; Tableau 9). Néanmoins, ces faibles teneurs ont présenté des variations à la fois spatiale et saisonnière (ANOVA transformation en log+1 : $\text{df}=9$, $F=2,74$, $p=0,006$). Les plus faibles teneurs enregistrées en saison humide 2011 (0,03 μM) se différencient significativement de celles des trois autres saisons, celles-ci ayant montré de faibles amplitudes avec des concentrations moyennes comprises entre 0,05 et 0,06 μM (Figure 30). Parallèlement aux teneurs en nitrates, un pic de nitrites a été observé en octobre 2011 avec des valeurs moyennes, excédant 0,10 μM pour les deux sites de la côte Est ('V1' et 'V3'), et égales à 0,086 μM pour le site 'Ma'. Le site de la côte Ouest 'Li' est caractérisé par de faibles teneurs (0,01-0,07 μM) et une évolution décalée par rapport aux trois autres sites entre les mois d'octobre et décembre 2011. Le pic de nitrites est observé 2 mois après ceux observés sur les autres sites, le différenciant à cette période des deux sites anthropisés 'Ma' et 'V1', ainsi que de 'V3'.

Globalement, les teneurs en nitrates et nitrites sont restées très faibles durant tout le suivi, avec un pic commun observé en octobre 2011. Elles présentent néanmoins des différences en fonction des sites.

Les concentrations de silicates (Si(OH)), quantifiées durant le suivi, sont significativement différentes selon la saison (ANOVA transformation en log+1 : $\text{df}=3$, $F=6,76$, $p=0,002$). Les saisons humides de 2011 et sèches de 2012 ont été caractérisées par de faibles teneurs en silicates (1,09 et 1,50 μM , respectivement) significativement différentes des deux autres saisons (Figure 30). En effet, les concentrations en silicates mesurées en saisons sèches de 2011 et humides de 2012 sont élevées (Tableau 9), les valeurs extrêmes ayant été pour la plupart atteintes en octobre 2011 : 23,58 μM pour le site 'V3', 37,93 μM pour le site 'V1' et 14,78 μM pour le site 'Ma'. En revanche, pour le site 'Li', la valeur maximale (15,42

μM) a été atteinte deux mois après, soit en décembre 2011. Les teneurs en silicates, analysées sur chacun des sites, ont évolué dans des gammes comparables (ANOVA transformation en $\log+1$: $df=3$, $F=0,33$, $p=0,81$), et selon une même tendance (ANOVA transformation en $\log+1$: $df=9$, $F=0,16$, $p=0,1$).

De manière générale, sans tenir compte de l'épisode ponctuel de très fort enrichissement en silicates, les teneurs dans les eaux récifales de Moorea sont réparties dans une gamme allant de 1,42 à 13,09 μM , avec le site 'V1' caractérisé par de plus fortes valeurs.

I.3.2.2 Phytoplancton

Les profils des teneurs en chlorophylles *a* (fractions nano-micro et pico), témoins de la biomasse en phytoplancton (cf. **Chapitre III, II.2**), permettent de distinguer les sites 'Li' et 'V3' des sites 'Ma' et 'V1' (Figure 31). Ces premiers sont caractérisés par de faibles valeurs moyennes sur l'année de $0,25\pm 0,15$ et $0,35\pm 0,13$ $\mu\text{g.l}^{-1}$, avec des maximums enregistrés en début de saison humide 2012 ($\sim 0,90$ $\mu\text{g.l}^{-1}$). Les deux autres sites, 'Ma' et 'V1', se caractérisent par des concentrations en phytoplancton plus élevées, de valeurs moyennes égales à $0,62\pm 0,34$ et $0,54\pm 0,07$ $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur l'année. De plus, contrairement aux deux sites précédents, une augmentation des teneurs en chlorophylles *a* a été observée au cours des saisons sèches, notamment durant les mois de juin 2011 et 2012.

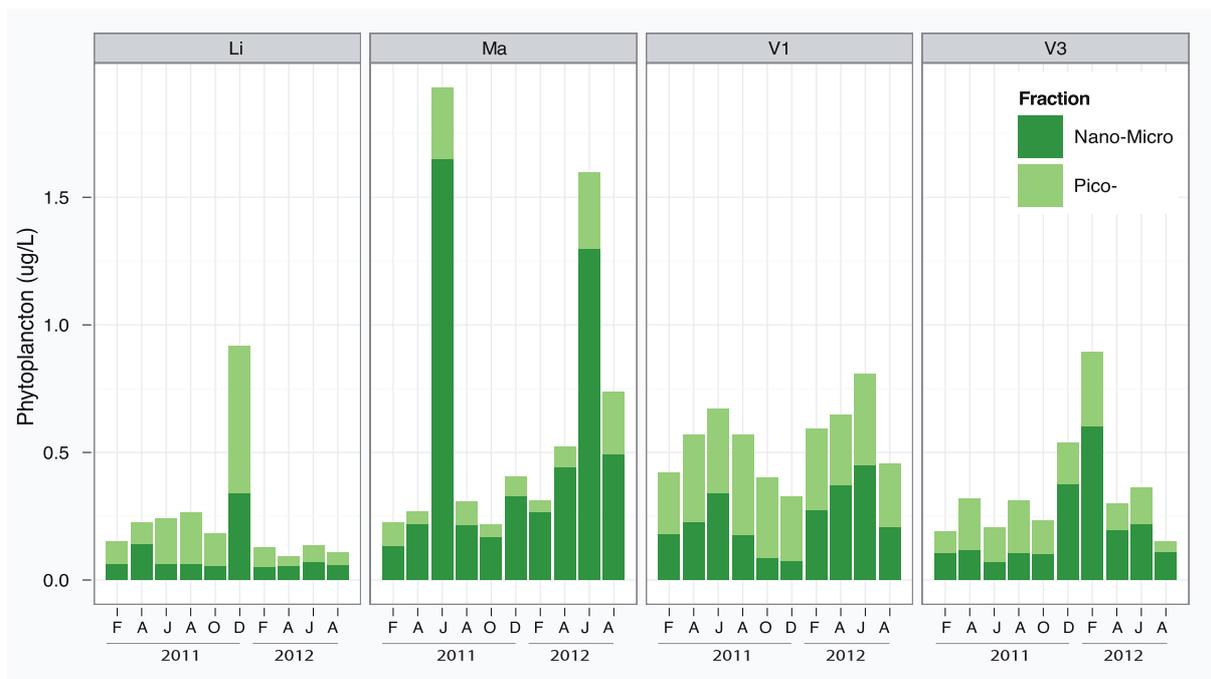


Figure 31 : Composition du phytoplancton ($\mu\text{g/L}$) sur les différents sites de suivi de février 2011 à août 2012, selon les fractions : Pico- (<2 μm) et Nano-micro- (>2 μm).

Concernant, le **pico-phytoplancton** ($< 2 \mu\text{m}$), les valeurs de biomasse ont montré d'importantes variations inter-sites en interaction avec les saisons (ANOVA $df=9$, $F=4,05$, $p<0,001$).

Les fortes teneurs en pico-phytoplancton analysées sur le site V1 comprises entre $0,22$ et $0,39 \mu\text{g.l}^{-1}$ (Figure 31 ; entre $47,3$ et $78,5\%$ du phytoplancton total) diffèrent nettement des teneurs enregistrées sur les trois autres sites (ANOVA : $p<0,001$). En effet, sur les autres sites, les concentrations de plancton $< 2 \mu\text{m}$ sont plus faibles et réparties dans des gammes allant de $0,09$ à $0,29 \mu\text{g.l}^{-1}$ ($28,0$ - $65,5\%$ du phytoplancton total) pour 'V3', entre $0,04$ et $0,18 \mu\text{g.l}^{-1}$ ($56,3$ - $84,7\%$ du phytoplancton total) pour 'Li', et entre $0,05$ à $0,31 \mu\text{g.l}^{-1}$ pour 'Ma'. Sur ce dernier site, une spécificité au niveau de ses communautés planctoniques a été observée, à savoir une sous-représentation de la part pico-, n'excédant pas les 35% du phytoplancton total (exception de $43,7\%$ en février 2011).

La deuxième catégorie de **phytoplancton, fraction $> 2 \mu\text{m}$ (nano-micro-)**, a montré les mêmes tendances que la catégorie pico-, à savoir une variation des quantités estimées à l'échelle spatiale et saisonnière (ANOVA: $df=9$, $F=4,13$, $p<0,001$). Ainsi, les teneurs de la fraction nano-micro- enregistrées en saison humide 2011 (Figure 31 ; $0,142 \mu\text{g.l}^{-1}$) ont été les plus faibles durant le suivi, les dissociant des saisons sèches (test de Tukey : $p=0,007$) et humides (test de Tukey : $p=0,05$) de 2012 évaluées à $0,28 \mu\text{g.l}^{-1}$ et $0,24 \mu\text{g.l}^{-1}$, respectivement. Le site de 'Li' a montré les plus faibles teneurs de nano-micro-phytoplancton, comprises entre $0,06 \mu\text{g.l}^{-1}$ et $0,15 \mu\text{g.l}^{-1}$, avec apparition d'un pic en décembre 2012 ($0,35 \mu\text{g.l}^{-1}$). Ces faibles concentrations en nano-micro-phytoplancton diffèrent significativement des sites 'Ma' (test de Tukey : $p<0,001$) et 'V1' (test de Tukey : $p=0,007$). En effet, le site 'Ma' a présenté des valeurs de nano-micro- élevées et relativement stables ($0,12$ - $0,47 \mu\text{g.l}^{-1}$), excepté lors de deux pics enregistrés au début des saisons sèches 2011 et 2012, équivalent à $1,46 \mu\text{g.l}^{-1}$ et à $1,24 \mu\text{g.l}^{-1}$, respectivement. De même, sur le site de 'V1' les teneurs ont été plus élevées que pour le site 'Li' ($0,07$ à $0,32 \mu\text{g.l}^{-1}$). De plus, comme observé sur le site de 'Ma' mais dans une moindre proportion, des pics des teneurs en nano-micro- ont été observés en juin 2011 ($0,37 \mu\text{g.l}^{-1}$) et 2012 ($0,45 \mu\text{g.l}^{-1}$). Enfin, le site 'V3' a présenté des teneurs en nano-micro- relativement faibles et stables, comprises entre $0,07 \mu\text{g.l}^{-1}$ et $0,22 \mu\text{g.l}^{-1}$. Comme pour le site 'Li', une augmentation des concentrations en nano-micro- a été enregistrée en début de saison humide 2012 ($0,38$ et $0,61 \mu\text{g.l}^{-1}$ aux mois de décembre et février).

Globalement, une importante différence de la composition des communautés

phytoplanctoniques a été observée, notamment entre le site ‘Ma’ différencié de tous les autres sites par une dominance de la fraction nano-micro-. De plus, les deux sites anthropisés ‘Ma’ et ‘V1’, ont montré des plus fortes concentrations phytoplanctoniques que les sites ‘Li’ et ‘V3’.

II Choix des espèces de coraux : espèces associées à des communautés de *Symbiodinium* multi-clades

Cette étude porte sur la dynamique des clades de *Symbiodinium* en réponse à des changements environnementaux (suivi spatio-temporel *in vivo* et expérience *ex situ*), notamment sur l’importance des clades présents dans le polype à l’état de trace. Il était donc nécessaire d’identifier au préalable des espèces coralliennes pouvant abriter plusieurs clades. Pour ce faire, plusieurs colonies d’espèces de coraux communes dans le lagon de Moorea ont été échantillonnées et analysées par qPCR (cf. méthode **Chapitre II**), afin de sélectionner les généralistes et ainsi définir les espèces qui seront suivies dans le cadre de notre étude.

II.1 Tests préliminaires

Des tests préliminaires de l’identification de clades de *Symbiodinium* par qPCR ont donc été effectués sur six espèces appartenant aux différents genres d’intérêts et de sensibilités distinctes, à savoir les genres *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*. Les résultats de ces tests préliminaires sont résumés dans le Tableau 10:

Tableau 10 : Résultats de tests préliminaires sur les clades associés à des espèces coralliennes d’intérêt pour le suivi. Détermination des clades par qPCR.

Espèces	Clades présents	
	Littérature	Coraux de Moorea
<i>Acropora hyacinthus</i>		A ou A/D
<i>Acropora cytherea</i>	A, C [4]	A>D>>C
<i>Acropora pulchra</i>		A>D>>C
<i>Acropora sp.</i>		A>D>>C
<i>Pocillopora damicornis</i>	B, C et D [1], [2a,b], [3a, b], [4], [5]	D>C>>>B
<i>Porites rus</i>		C>A et B

[1] Magalon *et al.* 2007, [2] Dong *et al.* 2009, [3] Lajeunesse *et al.* a(2007), b(2008), [4] Stat *et al.* 2008, 2009 a,b, [5] Smith *et al.* 2009

Ces résultats montrent que pour chacune des espèces analysées, les assemblages de *Symbiodinium* associés sont multi-clades. Notre choix a donc été de privilégier les espèces clairement identifiées et présentes en abondance autour de Moorea. Ainsi, les espèces *Acropora* sp. (non identifiée) et *A. hyacinthus* (en faible abondance autour de Moorea), ont été écartées.

II.2 Sélection des espèces modèles pour le suivi

L'espèce *P. damicornis*, déjà décrite comme espèce généraliste et souvent utilisée comme modèle d'étude (e.g. Magalon *et al.* 2007 ; Vidal-Dupiol *et al.* 2013), et validée comme étant généraliste à Moorea, a été sélectionnée pour le suivi (début février 2011). De même, pour l'espèce représentante du genre *Porites*, l'espèce *P. rus* avait été initialement sélectionnée pour son abondance et sa forte résistance aux variations environnementales (ubiquiste présent dans tous les milieux sur Moorea, tels que les fonds de baies envasées). Nos tests ont montré la présence de différents clades de *Symbiodinium* (C, A et/ou B ; Tableau 10). Le suivi de cette espèce a débuté en octobre 2011. Enfin, parmi les 4 espèces d'*Acropora* testées, l'espèce choisie a été *A. cytherea* pour des questions d'abondance, de facilité d'identification, de forte sensibilité aux variations environnementales, ainsi que pour des tailles de colonie plus importantes, préférables pour un suivi demandant des prélèvements réguliers (début avril 2011).

2. Dynamique spatio-temporelle des clades de *Symbiodinium* associées aux coraux face à des environnements naturels variés et variables

Suite à la sélection des espèces, le marquage d'une dizaine de colonies sur les quatre sites d'études sélectionnés a été effectué. Le marquage aléatoire des colonies coralliennes sur les différents sites a été cartographié afin de faciliter les différentes sessions d'échantillonnages prévues tous les deux mois, sur une durée de 12 à 18 mois (cf. **Chapitre III partie IV**).

A l'issue de l'échantillonnage complet du suivi spatio-temporel, les communautés de *Symbiodinium* associées à cinq colonies coralliennes, par espèces et par sites, ont été estimées par qPCR. Dans un premier temps, une analyse globale a été effectuée afin de déterminer les variations de diversité et de flexibilité des clades de *Symbiodinium* associés à chacune des espèces appartenant aux différents genres coralliens de notre suivi. Dans un second temps, l'aspect quantitatif des clades de *Symbiodinium* a été abordé.

III Nature des communautés de *Symbiodinium* associées à trois espèces de coraux des genres *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*

La première approche qualitative permet d'évaluer globalement pour chacune des espèces coralliennes, et cela en fonction des sites toutes périodes confondues (cf. **Chapitre III**), leur diversité et leur flexibilité en clades de *Symbiodinium*. Pour cela, les profils des communautés symbiotiques ont été évalués et considérés comme un indice de richesse spécifique. Cette notion de profil est définie comme un assemblage en clades particulier de *Symbiodinium* uniquement sous un aspect qualitatif.

Ainsi, durant le suivi spatio-temporel (de février 2011 à août 2012), les quatre clades principaux de *Symbiodinium* A-D ont été détectés (Figure 32) dans les trois espèces de coraux (*i.e.* *A. cytherea*, *P. damicornis* et *P. rus*), appartenant aux trois genres les plus représentés au niveau de l'Indo-Pacifique. Les clades E et F n'ont jamais été détectés au cours de ce suivi. Ainsi, sur quinze profils possibles, impliquant la présence de un, deux, trois voire quatre clades en simultané, seulement trois n'ont jamais été recensés, intégrant systématiquement le clade B (AB, ABD et B). De plus, ce clade lorsqu'il est détecté, l'est exclusivement en tant que clade cryptique.

Sur l'ensemble du suivi, les trois espèces de coraux ont montré différents degrés de flexibilité et/ou de fidélité à un(des) clade(s) particulier(s). De plus, pour une même espèce, des variations de flexibilité ont également été observées à l'échelle spatiale.

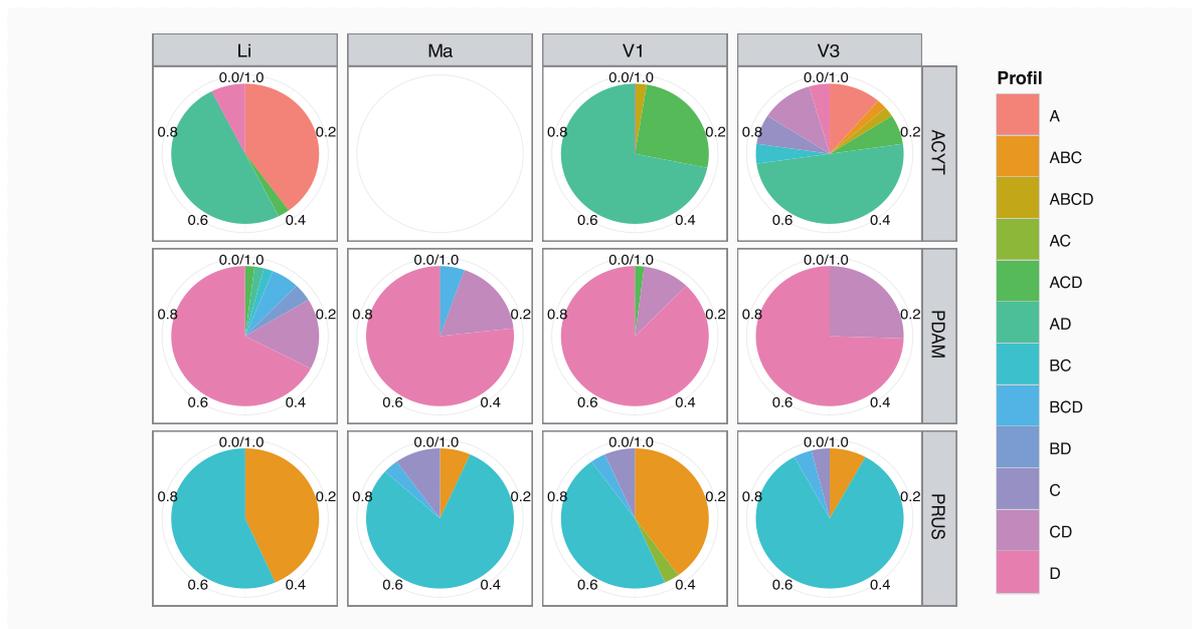


Figure 32 : Profils des communautés de *Symbiodinium* identifiés durant le suivi spatio-temporel des espèces *A. cytherea* (ACYT), *P. damicornis* (PDAM) et *P. rus* (PRUS) selon les différents sites de suivis 'Li', 'Ma', 'V1' et 'V3'

III.1 Richesse de la diversité des profils corail- *Symbiodinium* entre espèces coralliennes et à échelle spatiale

III.1.1 *Acropora* : *A. cytherea*

La plupart des colonies d'*A. cytherea* suivies (14/16 ; Figure 32) abritaient plus d'un clade de *Symbiodinium* et ont montré une importante flexibilité avec une association possible avec les quatre clades A-D. Cette espèce a été identifiée comme étant très fidèle au clade A, présent de manière quasi systématique au sein de l'hôte, excepté pour une colonie sur le site 'V3' dominée par le clade C.

A l'échelle de Moorea, neuf profils de communautés de *Symbiodinium* sur quinze possibles (Figure 32) ont été observés chez *A. cytherea*, les principaux manquants étant ceux intégrant le clade B (*i.e.* AB, BD, ABD, BCD et B) en plus du profil AC. Une importante variation spatiale de la diversité des profils a été identifiée. En effet, les *A. cytherea* présents sur le site 'V1' (N=5 colonies) ont montrés seulement trois profils différents, AD, ACD et ABCD dans des proportions très déséquilibrées de 72%, 26% et 3% (Figure 32). A l'inverse, sur le site 'V3', situé sur la même côte, mais très contrasté au niveau environnemental (voir

Chapitre III), neuf combinaisons de profils ont été enregistrées, tout en notant la présence d'une colonie supplémentaire sur ce suivi (N=6 colonies). L'association multi-clade AD a été identifiée comme étant le profil surreprésenté, avec une proportion d'observation de 50%, suivi des profils mono-clade A et CD à 11% chacun, puis des profils C et ACD à 7%, et enfin des profils BC, D, ABC et ABCD à moins de 5%. Finalement, sur le site 'Li' la richesse est intermédiaire, avec l'enregistrement de quatre profils distincts mais très disproportionnés, à savoir toujours une dominance du profil AD à 50%, suivi de près par le profil A à 40%, puis des profils D et ACD à 8 et 3%, respectivement.

III.1.2 *Pocillopora damicornis*

Les colonies coralliennes représentatives du genre *Pocillopora* ont montré une moins grande diversité au niveau des profils des communautés de clades de *Symbiodinium*. En effet, malgré l'identification des quatre clades principaux A-D, sept profils seulement ont été recensés et tous incluent le clade D, apparu comme clade dominant au sein des polypes (Figure 32). Les profils non observés chez *P. damicornis* regroupent majoritairement ceux intégrant le clade A (*i.e.* A, AB, AC, ABD, ABC et ABD).

Ainsi, sur l'ensemble des sites, les communautés de *Symbiodinium* mono-clade D ont été identifiées dans plus de 70% des cas, en addition à la combinaison CD identifiée dans des proportions allant de 10-26%. En complément, une augmentation de la diversité des profils a été observée dans les sites 'V1' et 'Ma', avec les profils ACD et BCD respectivement, et de manière plus importante dans le site 'Li', regroupant les sept profils D, CD, BD, BCD, BC, AD et ACD.

De plus, il est important de noter que pour l'ensemble des *P. damicornis* étudiés dans le suivi, tous appartenaient à un même haplotype, de morphotype bêta (Annexe 1)

III.1.3 *Porites rus*

Les colonies de *P. rus*, représentatives du genre *Porites*, ont montré une importante stabilité au niveau de leur association avec des communautés de *Symbiodinium* systématiquement constituées des clades C et B (Figure 32). Ainsi, au total cinq profils exclusivement dominés par le clade C ont été identifiés (*i.e.* BC, ABC, C, BCD, AC), dont

trois intégrant les clades B et C seuls ou accompagnés des clades A ou D. Ces trois profils représentent 90 à 100% des profils sur les différents sites. En complément, quelques cas de communautés de *Symbiodinium* mono-clade C ont été identifiées, uniquement sur les sites 'Ma', 'V1' et 'V3' (4-10%), ainsi qu'un cas de communauté AC sur le site 'V1'. Un gradient de la diversité des profils a été mis en relation selon l'échelle spatiale, plus faible à 'Li' présentant seulement les profils ABC et BC dans des proportions relativement équilibrées (43 et 57%, respectivement), suivi de 'V3' et 'Ma' avec quatre profils, puis 'V1' avec cinq profils.

III.2 Composition et dynamique des communautés de *Symbiodinium* au sein de l'hôte

III.2.1 *Acropora cytherea*

III.2.1.1 Nature des associations hôte-*Symbiodinium*

La plupart des colonies d'*Acropora cytherea* suivies sur les différents sites abritaient plus d'un clade de *Symbiodinium* en simultané (N=13/16) et de composition variable (Figure 33). Une grande majorité d'entre elles était composée des clades A et D, les autres possédant également le clade C. Les proportions du nombre de copies 28S des clades hébergés sont relativement stables à l'échelle temporelle à l'intérieur d'une colonie mais variables entre les colonies. Ainsi, en comparant les colonies en fonction de leurs proportions en clades A et D, trois groupes peuvent être identifiés :

i) les communautés AD dominées par le clade D, présent en forte proportion, et faiblement représentées en A. Ce groupe est caractérisé par un écart de 10 unités log entre les clades A et D (A : 6-12 et D : 19-22 unités log de copies 28S clade/copies 18S polype). Cela concerne les colonies 'Li-Acyt-2' et 'Li-Acyt-5', qui ont montré les quantités moyennes de A les plus faibles parmi toutes les colonies analysées, d'environ $5 \cdot 10^3$ copies 28S/ copies 18S de polype (ANOVA : df=15, F=17,39, p<0,001) ;

ii) les communautés AD, toujours dominées par D (16-21 unités log de copies 28S/copies 18S de polype) mais dans de moindre disproportion avec le clade A (10-18 unités log de copies 28S/copies 18S de polype). Cette signature symbiotique est observée pour les colonies 'Li-Acyt-7' et 'V1-Acyt-3'. Il est à noter que des colonies de même signature

symbiotique ont été observées avec une association ponctuelle au clade C. Il s'agit des colonies 'V1-Acyt-4', 'V1-Acyt-7', 'V1-Acyt-8' et 'V3-Acyt-2'.

iii) les communautés AD dominées par D, mais en plus faible quantité que les groupes précédents (13-18 unités log de copies 28S/copies 18S de polype, soit $9,30 \cdot 10^6$ copies 28S / copies 18S de polype en moyenne) (ANOVA : $df=13$, $F=10,58$, $p<0,001$). Ce groupe présente des proportions de clade A élevées (10 à 14 unités log de copies 28S/copies 18S de polype) similaires à celles du groupe ii). Cette signature symbiotique est retrouvée par exemple dans les colonies marquées 'V1-Acyt-5' et 'V3-Acyt-4'.

A ces trois principaux groupes de colonies, définis selon leurs proportions respectives en clades A et D appelées signatures symbiotiques, trois autres colonies ont présenté des signatures symbiotiques différentes. La colonie 'V3-Acyt-10' possédait une communauté de *Symbiodinium* cette fois-ci dominée par le clade C, entre 18 et 20 unités log de copies 28S/copies 18S de polype soit en moyenne $3,35 \cdot 10^8$ copies 28S/ copies 18S de polype. Par ailleurs, deux colonies du site 'Li' ont présenté des communautés mono-clade A stables au cours du suivi, constituant la dernière signature symbiotique observée (*i.e.* 'Acyt-10' et 'Acyt-9'). Ces communautés ont eu des proportions de clade A stables similaires à celles des groupes ii et iii, comprises entre 12,5 et 16 unités log de copies 28S/copies 18S de polype, soit $2,7 \cdot 10^5$ et $3,3 \cdot 10^6$ copies 28S/ copies 18S de polype.

Globalement, ces différentes signatures symbiotiques ont été maintenues tout au long du suivi pour chacune des colonies, les différentes proportions des deux principaux clades, A et D, lorsqu'ils sont présents, restant dans les limites des valeurs attendues (seuil de 95%). En revanche, il est apparu une disparité au niveau de leur répartition, principalement à travers la différence de proportion de clades D. Ainsi, sur le site 'Li', les colonies possédant le clade D ont eu systématiquement une signature symbiotique avec de fortes quantités de ce clade (ANOVA : $df=2$, $F=7,02$, $p=0,002$) au contraire des deux autres sites.

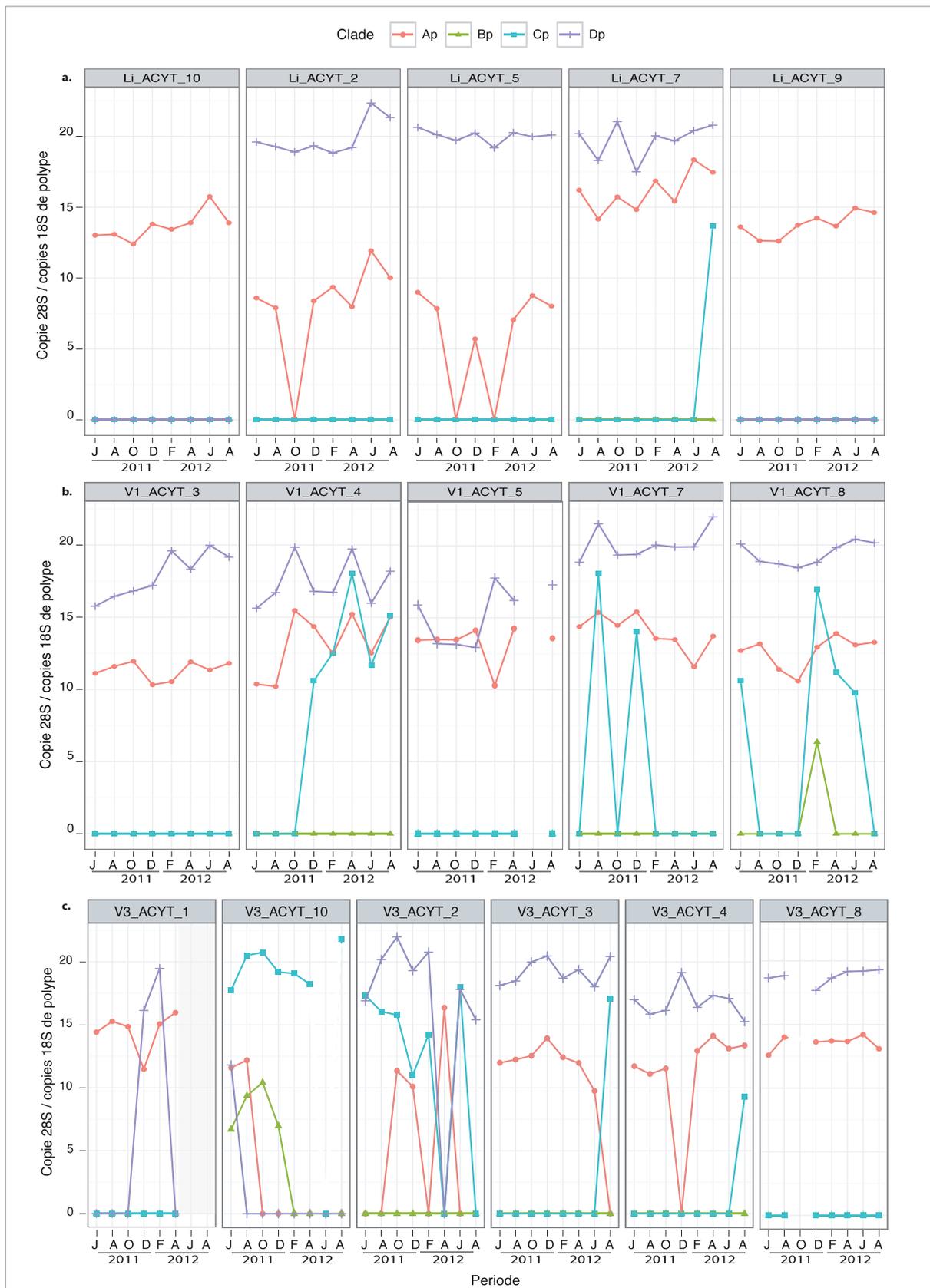


Figure 33 : Suivi de la quantité des clades de *Symbiodinium* A-D (copies 28S/copies 28S de polype) associés aux colonies marquées d'*Acropora cytherea*, sur les sites de Linareva (Li), Vaiare 1 (V1) et Vaiare 3 (V3). Le suivi a été fait avec une fréquence de 2 mois entre juin 2011 et août 2012. La bande grise représente la mort de la coloni.

III.2.1.2 Flexibilité et/ou fidélité des associations hôte-*Symbiodinium*

Au delà des signatures symbiotiques, reflétant un aspect général des observations, une importante dynamique des communautés de *Symbiodinium* a néanmoins été enregistrée au cours de ce suivi. En effet, il a été observé, à certains temps de l'échantillonnage, des changements importants et brusques de la quantité de certains clades (*'shuffling'*) ou leur perte et/ou gain (*'switching'*) (Figure 33).

Des diminutions et des augmentations importantes du nombre de copies de 28S, entre les intervalles de deux mois, ont été enregistrées pour les clades :

- D, de l'ordre d'un facteur 12 (e.g. 'Li-Acyt-7' entre août et octobre 2011 ; 'V1-Acyt-3' entre décembre et février 2012), 20 (e.g. 'V1-Acyt-4' entre août et décembre 2011) et 150 (i.e. 'V1-Acyt-5' entre décembre et février 2012) ;
- A, de l'ordre d'un facteur 7 (e.g. 'V3-Acyt-3' entre octobre et décembre 2011 ; 'V3-Acyt-4' entre février et avril 2012), 12 (e.g. 'Li-Acyt-7' entre avril et juin 2012 ; 'V1-Acyt-4' entre février et avril 2012) et 55 ('V1-Acyt-5' entre décembre et février 2012) ;
- C, dans le cas unique de la colonie 'V3-Acyt-10' dominée par le clade C, de l'ordre d'un facteur 11 (2,5 en unités log) entre juin et août 2011 par exemple.

Par ailleurs, pour les communautés AD strictes, des interactions avec le milieu externe ont été observées, notamment avec le clade A. Plusieurs cas de perte de ce clade ont été détectés, alors qu'il était présent à un seuil < 6 copies 28S/copies 18S de polypes (en log) pour les deux colonies du site 'Li' de signature à faible A (i.e. 'Li-Acyt-2' et 'Li-Acyt-5' aux mois d'octobre et février 2011). Dès les périodes suivantes, le clade A a été réacquis, *via* le milieu externe, et quantitativement retrouve immédiatement le seuil équivalent à celui identifié avant la perte, et donc propre aux caractéristiques de la signature symbiotique de la colonie, entre 6 et 8 unités log de copies 28S/copies 18S de polype. Dans une autre gamme, des colonies du site 'V3' ont perdu leur association avec le clade A à partir d'un seuil $< 10-11$ unités log de copies 28S/copies 18S de polype. Ces événements sont apparus par exemple au sein des colonies 'V3-Acyt-2' entre décembre et février 2012 (quantité avant perte de 10,09 unités log de copies 28S/copies 18S de polype), ou 'V3-Acyt-4' entre octobre et décembre 2011 (quantité avant perte à 11,54 unités log de copies 28S/copies 18S de polype). Une réacquisition au cours des deux mois d'intervalle a été observée et quantifiée, cette fois-ci à des valeurs plus élevées que celles initialement quantifiées (12,95 et 16,36 unités log de copies 28S/copies 18S de polype pour les colonies 'V3-Acyt-4' et 'V3-Acyt-2',

respectivement). En revanche, des pertes de clade D ont très rarement été observées, à savoir seulement deux fois au cours du suivi au sein des colonies 'V3-Acyt-1' et 'V3-Acyt-2'. Pour ces deux colonies, le clade D identifié à 19,5 ('V3-Acyt-1') et 20,8 ('V3-Acyt-2') unités log de copies 28S/copies 18S de polype en février 2012 a été perdu la période suivante (avril 2012). Les deux mois suivants, seule la colonie 'V3-Acyt-2' a réacquis le clade D à des quantités comprises dans la gamme de la signature symbiotique de la colonie (17,83 unités log de copies 28S/copies 18S de polype).

Pour les clades cryptiques C et/ou plus rarement B (2/16 colonies), faisant des apparitions ponctuelles, les quantités enregistrées ont systématiquement atteint un seuil minimum de 10,5 unités log, équivalent à 36 300 copies 28S/copies 18S de polype, et de 6,6 unités log équivalent à 665 copies 28S/copies 18S de polype, respectivement. Une fois acquis, la présence du clade cryptique C a pu s'étendre sur une période pouvant aller de 4 à 8 mois (e.g. 'V1-Acyt-4') et alors montrer des dynamiques très marquées par des variations pouvant excéder un facteur de 150 (5 unités log), comme dans le cas de la colonie 'V1-Acyt-4' entre décembre et février 2012 ou encore dans le cas de la colonie 'V1-Acyt-8' entre février et avril 2012, et ainsi atteindre les $6,6 \cdot 10^7$ copies 28S/copies 18S de polype.

III.2.1.3 Interaction entre clades de *Symbiodinium*

Les interactions entre clades de *Symbiodinium* ont été évaluées par une analyse en composante principale (ACP) en analysant les quantités des clades identifiés (A-D) dans chacun des ADN génomiques d'*A. cytherea*, suivis durant 14 mois. D'après les interactions entre ces variables, les liens entre les clades ont été évalués selon différents contextes par des discriminations par site, par profil de communauté de *Symbiodinium*, par type d'association mono vs. multi-clades, et enfin selon les clades dominants des communautés (Figure 34).

La première composante de l'ACP (43.95% de la variance totale) indique une forte opposition des quantités de clades A et D avec celles des clades C et B. L'importance des clades A et D dans les coraux est d'autant plus marquée dans les sites 'V1' et 'Li' (Figure 34a). Indépendamment, l'axe 2 (27.11% de la variance totale) met en évidence les interactions positives entre les quantités de clades D et C. Ces observations ont été faites lors des apparitions ponctuelles de clade C de *Symbiodinium*, associées à de nettes augmentations

des quantités de clade D, comme par exemple au sein de l'hôte 'V1-Acyt-7' en août 2011 où l'apparition du clade C et une augmentation de 93% ($2,1 \cdot 10^9$ à $1,47 \cdot 10^8$ copies 28S/copies 18S de polype) du clade D a été enregistrée. De plus, des diminutions importantes ont été détectées simultanément pour les clades C et D, comme le montre la colonie 'V3-Acyt-2' qui a subi en décembre 2011 une chute des *Symbiodinium* de clade C, de l'ordre d'un facteur 115 ($7,1 \cdot 10^6$ à $6,1 \cdot 10^4$ copies 28S/copies 18S de polype) et de l'ordre d'un facteur 15 pour les clade D ($3,5 \cdot 10^9$ à $2,4 \cdot 10^8$ copies 28S/copies 18S de polype), apparaissant néanmoins dans la gamme naturelle de variations (cf. méthode **Chapitre II, partie IV**).

La discrimination par profils de communautés de *Symbiodinium* (sauf ABCD et ABC sous représentés ; Figure 34b) met en évidence, sur l'axe 1 de l'ACP, des quantités plus fortes de A lorsqu'il est associé au clade D, avec en moyenne $1,1 \cdot 10^7$ copies 28S/ copies 18S de polype (ANOVA avec prise en compte de la variation inter-colonies : $df=2$, $F=9,88$, $p<0,001$). Les colonies de communautés de *Symbiodinium* appartenant au profil ACD ou encore mono-clade A comptaient en moyenne $9,9 \cdot 10^6$ et $3,2 \cdot 10^6$ copies 28S par copies 18S de polype respectivement. Ce clade représente la plupart des associations mono-clades observées tout au long du suivi dans les colonies d'*A. cytherea* (Figure 34 c,d), et constitue d'ailleurs une 'signature symbiotique' particulière retrouvée dans deux colonies (voir **partie I.2.1.1**). En revanche, pour le clade D, apparu dans des communautés de *Symbiodinium* de profils ABCD, ACD, AD, CD et D, les quantités de ce clade sont assez hétérogènes entre profils ($4,2 \cdot 10^5$ - $5,2 \cdot 10^9$ copies 28S/copies 18S de polype) sans différence significative liée à un effet interactif potentiel lorsqu'il est présent avec d'autres clades en particulier (ANOVA avec prise en compte de la variation inter-colonies $p>0,05$: $df=3$, $F=1,26$, $p=0,29$).

Les faibles occurrences des clades C et B n'ont pas permis d'analyser les variations de leurs quantités en copies 28S selon des profils donnés de communautés de *Symbiodinium*.

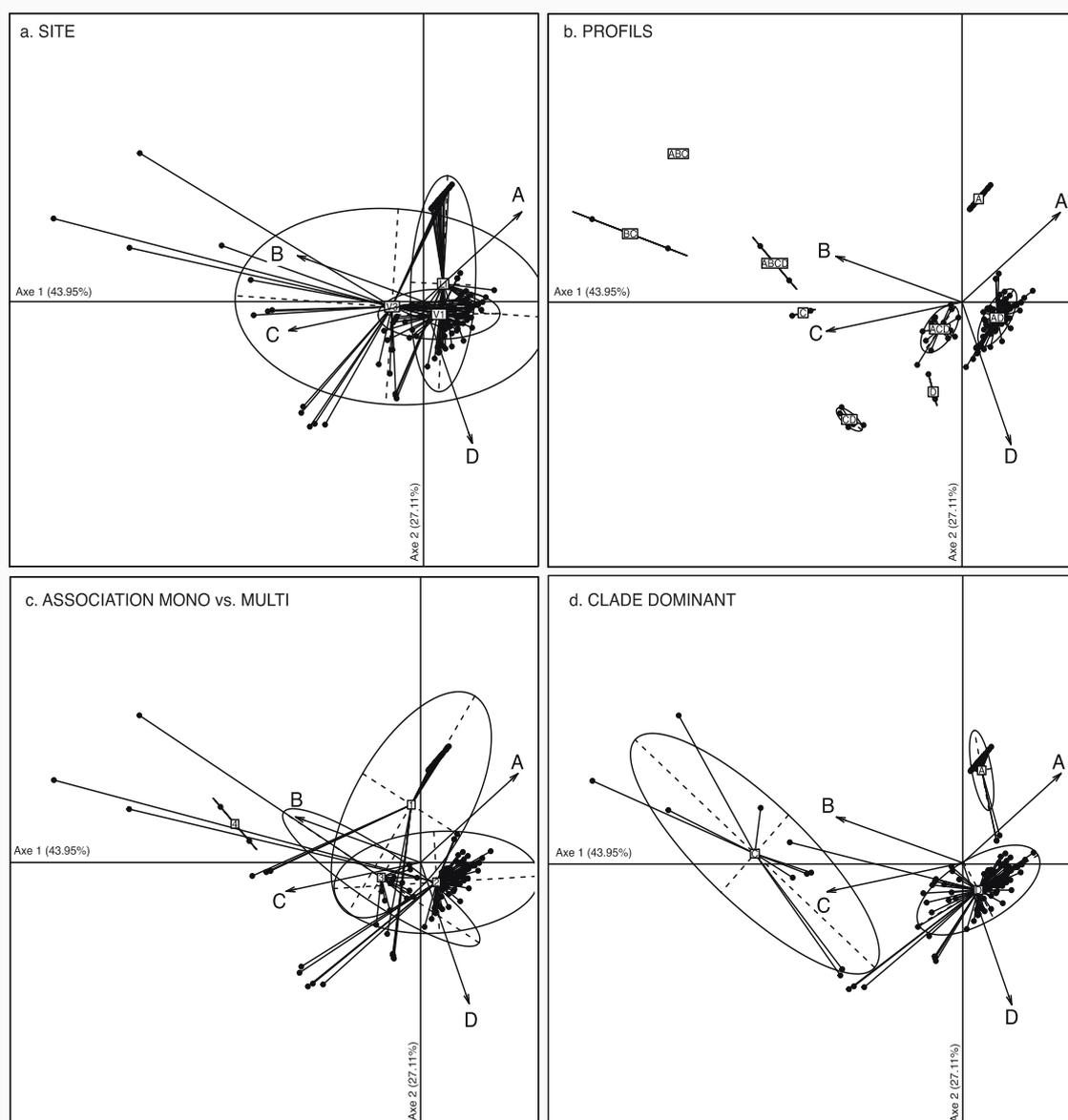


Figure 34 : Analyse en composantes principales (ACP) utilisant les quantités des clades A-D en nombre de copies 28S chez *A. cytherea* durant le suivi spatio-temporel de juin 2011 à août 2012, représentées par : a) site, b) profils de communautés de *Symbiodinium*, c) nombre de clades associés, et d) clade dominant.

III.2.2 *Pocillopora damicornis*

III.2.2.1 Nature des associations hôte-*Symbiodinium*

Contrairement à la nature multiple des associations hôte-*Symbiodinium* constatée chez *A. cytherea*, celle observée chez *P. damicornis* présente une constance remarquable. En effet, 100% des colonies (n=20), observées durant la totalité du suivi, possèdent le clade D comme unique clade dominant stable (Figure 35). Cependant, les quantités en nombre de copies 28S

de ce clade sont réparties dans une gamme quantitative très étendue comprise entre $4,4.10^5$ et $1,3.10^{10}$ copies 28S/ copies 18S de polype (15-20 unités log). Cette large gamme, pouvant également constituer des signatures symbiotiques selon les colonies (e.g. D<15 unités log : ‘Ma-Pdam-4’, ‘Ma-Pdam-9’, D entre 15-20 unités log : ‘Li-Pdam-4’, ‘Li-Pdam-7’), est fortement corrélée à la situation géographique des hôtes coralliens (ANOVA : $df=3$, $F=27,71$, $p<0,001$). En effet, les coraux ayant abrité les plus fortes quantités de clade D ont été observés sur le site ‘Li’, comme chez *A. cytherea*. Cela représente des quantités de copies 28S clade D environ 6 fois supérieures à celles trouvées chez les *P. damicornis* de ‘Ma’ ($3,65.10^6$, soit 2 unités log d’écart) ou 2 fois supérieures (écart de 1 unité log) à celles de ‘V1’ ($1,64.10^7$) et de ‘V3’ ($6,66.10^6$), ces derniers n’étant pas distincts entre eux.

Pour les clades cryptiques, leurs quantités au sein des hôtes coralliens étaient détectées à un seuil minimum de 2 200 copies 28S (10 en unité log) pour le clade C et de seulement 150 copies pour les clades B et A (~5 en unité log). Les *Symbiodinium* clade C ont fréquemment été enregistrés de manière sporadique chez la plupart des colonies (18/20) sur les différents sites, mais sans réelle tendance au niveau temporel avec des apparitions réparties de août 2011 à août 2012.

III.2.2.2 Flexibilité et/ou fidélité des associations hôte-*Symbiodinium*

Malgré, la très nette fidélité de l’association des coraux *P. damicornis* avec le clade D, un fort potentiel de dynamique de cette association corail-algue a été mis en avant avec d’importantes fluctuations temporelles, pouvant varier de facteurs : 12 (~2,5 en unité log) comme par exemple pour les colonies ‘Li-Pdam-4’ et ‘Li-Pdam-11’, ou 20 (~3 en unité log) comme par exemple pour les colonies ‘Ma-Pdam-9’ et ‘V1-Pdam-5’ entre août et octobre 2011 et février et avril 2011, respectivement. De plus, même si cela est resté très rare, la perte exclusive du clade D en faveur des clades cryptiques C et B a pu être observée en août 2012 dans la colonie ‘Li-Pdam-2’.

Concernant les clades cryptiques, détectés à l’état de trace, une importante flexibilité a été observée pour le clade C avec des apparitions ponctuelles et répétées dans la plupart des colonies suivies de *P. damicornis* (18/20 colonies), à l’opposé des clades A et B moins fréquemment identifiés (3/15 et 5/15, respectivement). On note une dynamique particulière de ces clades dans la colonie ‘Li-Pdam-2’, avec une forte fréquence d’alternance d’apparitions et de disparitions.

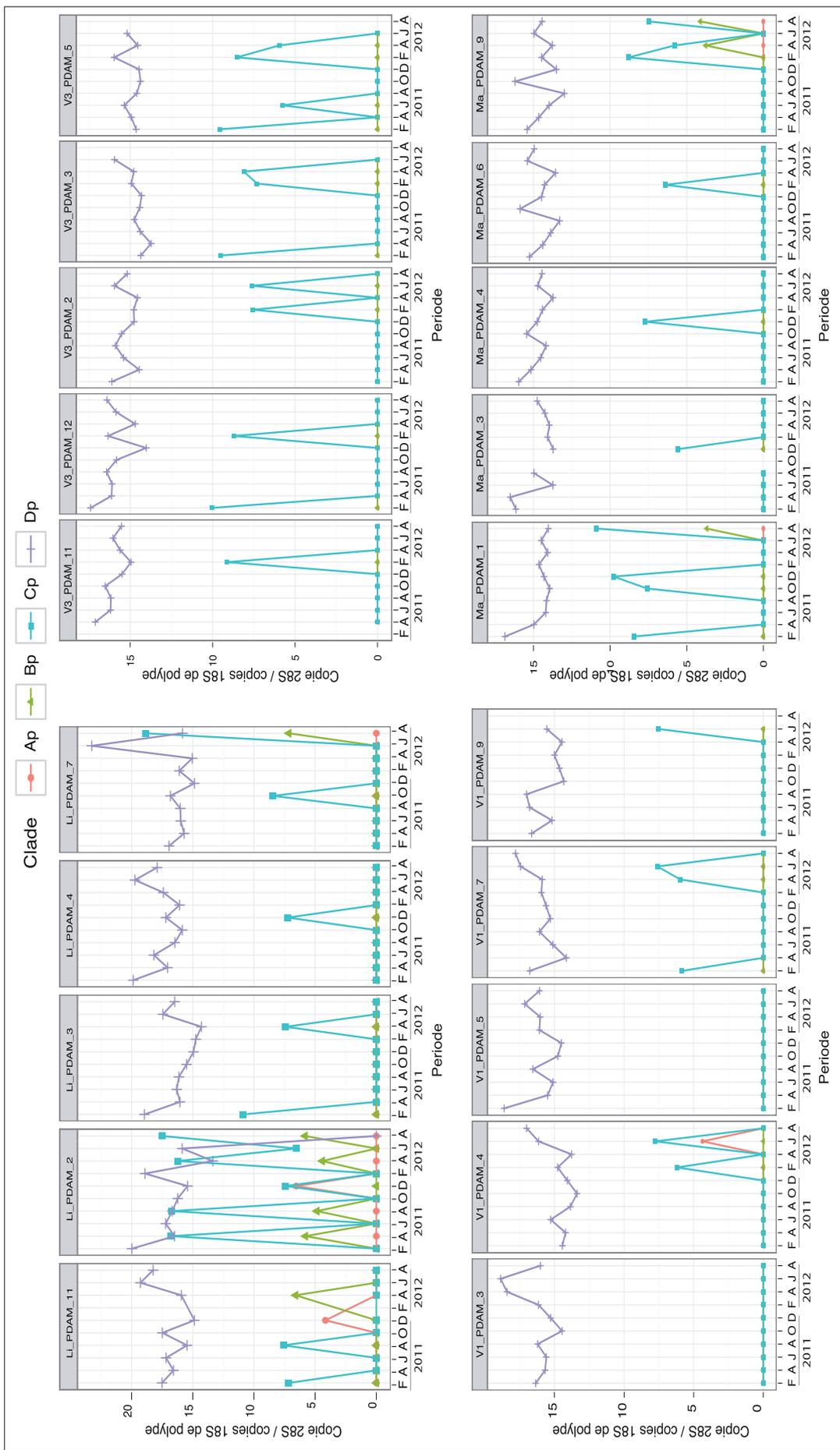


Figure 35 : Suivi de la quantité des clades de *Symbiodinium* A-D (copies 28S/copies 18S de polype) associés aux colonies marquées de *P. damicornis*, sur les sites de Linareva (Li), Vaiare 1 (V1), Vaiare 3 (V3) et Mahana (Ma). Le suivi a été fait bimestriellement entre février 2011 et août 2012.

III.2.2.3 Interaction entre clades de *Symbiodinium*

Par le même principe que précédemment, une analyse en composante principale a été réalisée pour étudier les éventuelles interactions entre les clades de *Symbiodinium* associés chez *P. damicornis* (Figure 36). Les interactions entre ces variables ont été évaluées selon différents contextes par visualisation des projections selon les sites, les profils de communauté de *Symbiodinium*, les types d'association mono vs. multi-clades, et enfin selon les clades dominants des communautés.

Cette analyse montre, sur le premier axe (42,83% de la variance totale), une opposition des quantités du clade D, dominant, avec celles des clades B et C. Le deuxième axe (25,42% de la variance totale) montre que, malgré sa très faible occurrence, les quantités du clade A sont opposées à celles du clade D. Les ellipses, regroupant au moins 95% des projections des différentes valeurs de chacun des sites sur le graphe (Figure 36a) permettent de visualiser des compositions algales peu divergentes entre les sites 'V1', 'Ma' et 'V3'. Elles distinguent, néanmoins le site 'Li' par une plus grande diversité des communautés de *Symbiodinium* (III.1.2), dû à la présence des quatre clades A-D.

De plus, les interactions positives entre les clades C et B sont de nouveau observées par l'analyse discriminante par profils (Figure 36b) de communautés de *Symbiodinium*. D'une part, la présence quasi exclusive du clade B en présence du clade C (sauf en avril 2012 dans la colonie 'Li-Pdam-11') a été observée, cette condition n'étant pas vérifiée dans l'autre sens. D'autre part, une nette augmentation de la quantité du clade C est identifiée au détriment de la quantité du clade D, lorsque le clade B est également présent (Figure 36b). Par exemple, les quantités de clade C dans une communauté algale de profil BCD ont été évaluées entre $5,47 \cdot 10^4$ et $1,57 \cdot 10^8$ ($n=6$, moyenne de $5,69 \cdot 10^7$) copies 28S/copies 18S de polype. Ces quantités sont significativement supérieures à celles évaluées dans les profils CD comprises entre $2,34 \cdot 10^2$ et $2,29 \cdot 10^4$ ($n=35$, moyenne de $1,03 \cdot 10^4$) copies 28S/copies 18S de polype (ANOVA : $df=1$, $F=13,37$, $p=0,001$ avec prise en compte de la variabilité de la colonie).

En revanche, sans tenir compte des profils sous représentés (*i.e.* AD et BD), le nombre de copies 28S de *Symbiodinium* clade D est resté important ($\sim 15-20$ en unité log) et n'a pas été influencé selon le type de profil donné (ANOVA avec prise en compte de la variation inter-colonie : $df=3$, $F=1,35$, $p=0,26$) ou encore selon le nombre de clades cumulés (ANOVA avec prise en compte de la variation inter-colonies : $df=2$, $F=1,55$, $p=0,21$), à savoir un seul clade

(profil D, moyenne de $2,18 \cdot 10^7$), deux clades (profil CD, moyenne de $1,40 \cdot 10^7$) ou trois clades (profils ACD et/ou BCD, moyenne de $6,63 \cdot 10^6$).

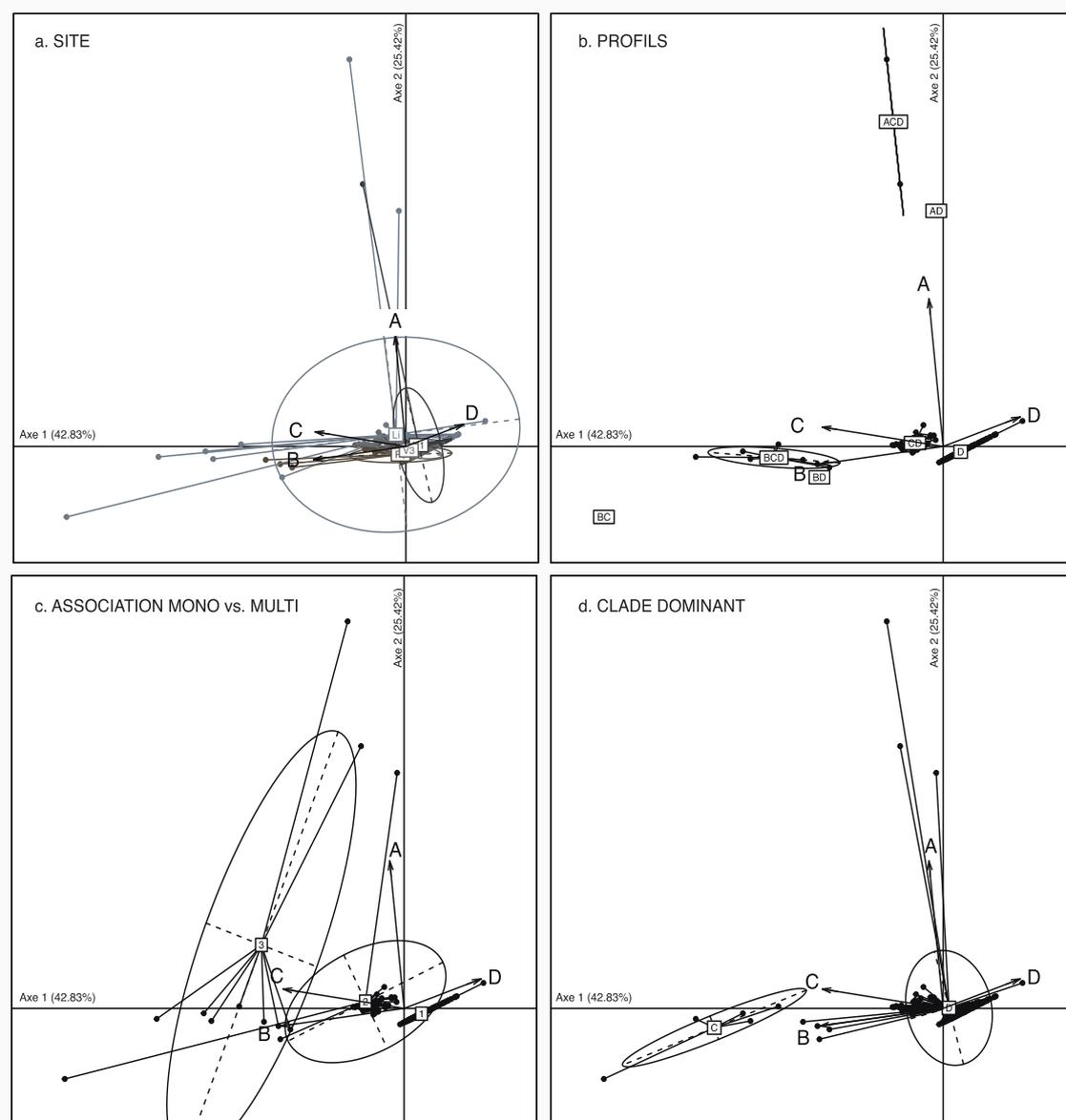


Figure 36 : Analyse en composantes principales (ACP) utilisant les quantités des clades A-D en nombre de copies 28S au sein des polypes chez *P. damicornis* durant le suivi spatio-temporel de février 2011 à août 2012 représentées par : a) site, b) profils de communautés de *Symbiodinium*, c) nombre de clade associés, et d) clade dominant.

Les représentations selon le nombre de clades présents et le type de clade dominant dans les communautés de *Symbiodinium*, mettent en avant la tendance très marquée des associations mono-clades D chez *P. damicornis*. Dans un second temps, le lien entre ces deux représentations indique un ‘*shuffling*’ de communautés symbiotiques à dominance clade D vs. clade C, la plupart du temps lorsque le clade B est également impliqué (Figure 36 c,d).

III.2.3 *Porites rus*

III.2.3.1 Nature des associations hôte-*Symbiodinium*

Les colonies de *P. rus* suivies durant 10 mois ont montré une importante fidélité à l'association multi-clades BC (100% des colonies), avec pour clade dominant exclusif le clade C (Figure 37). Les quantités de ce clade en nombre de copies 28S au sein des polypes ont été identifiées dans une gamme comprise entre $2,55 \cdot 10^6$ et $5,70 \cdot 10^7$. La colonie 'V3-Prus-7' a présenté les plus fortes quantités de copies 28S clade C (ANOVA : $df=16$, $F=3,38$, $p<0,001$), de valeur moyenne de $3,07 \cdot 10^7$ ($17,24 \pm 1,25$ en unité log). Les autres colonies ont présenté de plus faibles quantités comprises entre $6,52 \cdot 10^6$ et $9,53 \cdot 10^6$ ('Li-Prus-3', 'Ma-Prus'-3, 'V1-Prus-3' et 'V3-Prus-10'). Ainsi, en écartant la colonie 'V3-Prus-7', les quantités de clade C ne diffèrent pas entre les différents sites (ANOVA: $F=0,62$, $p=0,6$).

En complément, malgré la présence du clade B à l'état de trace dans une gamme comprise entre 1 et $2 \cdot 10^3$ copies 28S/ copies 18S de polype ($0,54-7,56$ en unité log), ce clade cryptique apparaît aussi comme un clade fidèle à l'espèce *P. rus*. En effet, la présence de ce clade a été détectée dans l'intégralité des colonies de manière stable, durable et homogène (ANOVA : $df=16$, $F=0,4658$, $p=0,957$). Les quantités de clade B en nombre de copies 28S/copies 18S de polype ont montré des différences à l'échelle spatiale, avec une plus forte proportion sur le site 'V3' (ANOVA : $df=3$, $F=9,71$, $p<0,001$) présentant une moyenne de 75,73 ($4,34$ en unité log), soit environ 2,5 fois plus qu'aux autres sites (~ 30 copies). En retirant du jeu de données la colonie 'V3-Prus-7', qui présente une quantité moyenne de 129 copies 28S de clade B, supérieure à celles des autres colonies mères n'ayant pas excédé les 66 copies 28S/ copies 18S de polype, les quantités moyennes de copies 28S de clade B quantifiées dans les coraux de 'V3' (79,31 copies 28S/copies 18S de polype) sont toujours plus importantes que celles des autres sites 'Li', 'V1' et 'Ma' (ANOVA sur les rangs : $df=3$, $F=8,38$ et $p<0,001$), ceux-ci étant caractérisés par des valeurs moyennes proches d'environ 30.

Le clade A, deuxième clade cryptique détecté, a montré une fidélité beaucoup moins marquée avec une présence stable et durable pour les colonies des sites 'Li' et 'V1' seulement, présentant des quantités de copies 28S/copies 18S de polype similaires (KW: $df=1$, $K=0,716$ et $p=0,39$), équivalentes à 154 ($4,5$ en unité log) et 212 ($4,83$ en unité log), respectivement. En revanche, les colonies des deux autres sites, 'V3' et 'PL', n'ont été associées au clade A que sous forme de pics en avril 2012 pour quelques colonies seulement (e.g. V3-Prus-1, V3-Prus-

10, Ma-Prus-8, Ma-Prus 8), dans des quantités proches des 77 copies 28S par polype (4.36 ± 1.02 en unité log). Enfin, la présence du clade D a été enregistrée très exceptionnellement ($n=3/114$) dans des colonies coralliennes différentes (*i.e.* V1-Prus-7, V3-Prus-1 et Ma-Prus-1) et à des périodes différentes aux alentours de 4 721 copies 28S par polype ($\sim 8,5$ en unité log).

III.2.3.2 Flexibilité et/ou fidélité des associations hôte-*Symbiodinium*

Les associations très spécifiques des coraux *P. rus* avec les communautés algales BC, ont malgré tout montré un potentiel de dynamique important, par augmentation et/ou diminution possible des nombres de copies 28S au sein de l'hôte (Figure 37). Pour le clade C, des variations modérées ont été détectées avec des fluctuations maximum de facteur 5,5 ($\sim 1,70$ en unité log ; e.g. 'V1-Prus-7', 'PL-Prus-8' entre février et avril 2012), ou encore de facteur 2,5-3 ($0,98-1$ en unité log ; e.g. 'Li-Prus-1' entre juin et août 2012, 'V1-Prus-4' entre avril et juin 2012). L'association des coraux avec les *Symbiodinium* clade C n'a jamais été interrompue.

Le clade B a présenté des variations quantitatives plus importantes, de l'ordre d'un facteur 5 (e.g. 'V3-Prus-7' entre décembre et février 2012, 'Li-Prus-1' entre juin et août 2012), ou même de facteur de 200 (~ 5 en unité log ; e.g. 'Li-Prus-5' entre avril et août 2012). De plus, plusieurs événements de perte intégrale de *Symbiodinium* appartenant à ce clade ont été enregistrés, notamment en avril 2012 (*i.e.* 'V1-Prus-4', 'V1-Prus-7', 'V3-Prus-3' et 'PL-Prus-3').

Pour le clade cryptique A, identifié comme beaucoup moins fidèle à l'espèce corallienne, d'importants traits de flexibilité ont été observés, à commencer par des variations maximum de l'ordre d'un facteur 6 ($1,79$ en unité log), comme par exemple au sein de la colonie 'V1-Prus-1' entre février et avril 2012. Par ailleurs, de nombreux événements de perte après de longues phases de présence (e.g. 'V1-Prus-6') ont pu être observés, tout comme des acquisitions à partir de 34 copies 28S/copies 18S de polype (3.58 en unité log), pour la plupart en avril 2012 (e.g. 'V3-Prus-1', 'V3-Prus-10', 'Li-Prus-1').

Finalement pour le clade D, même s'il a été très peu représenté, un événement d'acquisition a été observé dans trois colonies différentes (e.g. 'V3-Prus-1', 'Ma-Prus-1', 'V1-Prus-7' ; Figure 37).

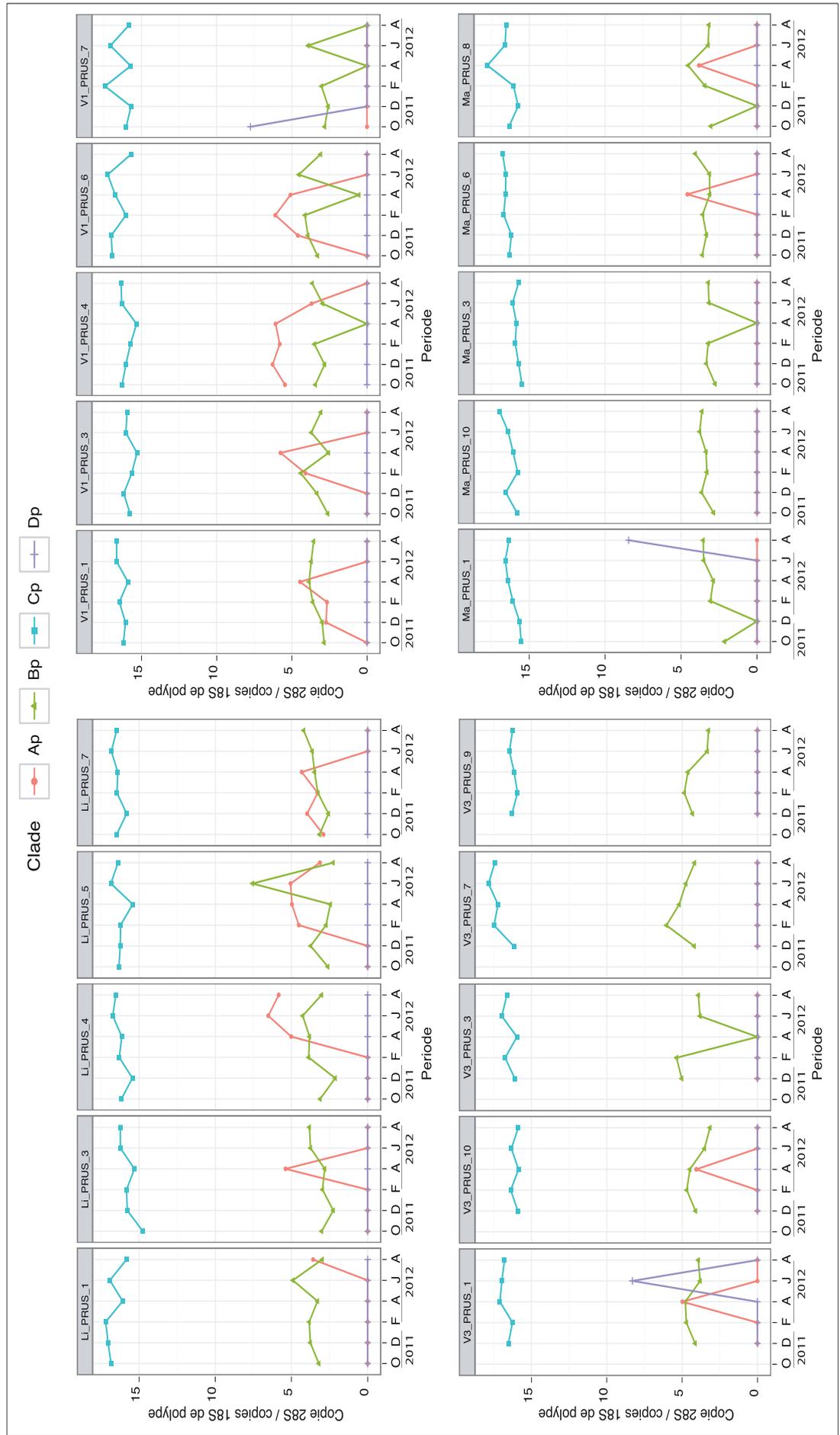


Figure 37 : Suivi de la quantité des clades de *Symbiodinium* A-D (copies 28S/copies 18S de polype) associés aux colonies marquées de *P. rus*, sur les sites de Linareva (Li), Vaire 1 (V1), Vaire 3 (V3) et Mahana (Ma). Le suivi a été fait bimestriellement entre octobre 2011 et août 2012.

III.2.3.3 Interaction entre les clades de *Symbiodinium*

L'ACP des quantités de clades mesurées sur l'ensemble du suivi montre sur le premier axe (37,96% de la variance totale) une forte corrélation positive entre les clades B et C, tout deux montrés comme étant fidèles à cette espèce de coraux (Figure 38). Le deuxième axe (27,08% de la variance totale) montre une interaction négative entre les deux clades cryptiques A et D. En effet, chaque épisode d'acquisition de clade D est apparu dans des communautés algales dépourvues de A, de profils BC (e.g. 'V1-Prus-7' et 'V3-Prus-1') ou C ('Ma-Prus-1'). La même observation a été constatée dans les cas d'acquisitions de *Symbiodinium* clade A, à savoir une apparition dans des communautés exclusivement de profils BC (e.g. 'V3-Prus-1', 'V3-Prus-10', 'Ma-Prus-6', etc.), mais jamais comprenant le clade D.

La représentation par site (Figure 38a) illustre bien la tendance pour les colonies suivies sur 'V3' à être associées à des communautés multi-clades BC plus riches en nombre de copies 28S (**partie III.2.3.1**).

Les représentations complémentaires selon les profils, la nature des associations et clades dominants, met en évidence l'importante stabilité des communautés des *Symbiodinium* associées chez *P. rus* avec un profil bi-clade BC dominé par C, exclusif à toutes les colonies (Figure 38 b,c, et d).

Bien que le clade C ait toujours été identifié comme clade dominant chez *P. rus*, sa prévalence au sein du polype a montré des variations selon les types de profils de communautés de *Symbiodinium* identifiés (ANOVA : $df=3$, $F=2,73$, $p=0,048$), à savoir un nombre de copies 28S plus faible lorsqu'il était seul représentant des clades de *Symbiodinium* ($n=6$, moyenne de $7,20 \cdot 10^6$ ou $15,79$ en unité log) et/ou non associé à du clade B (moyenne de $1,14 \cdot 10^7$ ou $16,25$ en unité log). Plus précisément, cette différence de quantités de clade C a été identifiée comme significative entre la communauté mono-clade C et les communautés biclades de profils BC (ANOVA : $df=2$, $F=3,93$, $p=0,02$). En revanche, les quantités de clade B sont restées non influencées par les types de profils (ANOVA : $df=2$, $F=0,43$, $p=0,65$) ou encore par le nombre de clade(s) intégré(s) dans la communauté de *Symbiodinium* (ANOVA : $df=1$, $F=0,86$, $p=0,36$). Le clade A n'étant présent que dans les colonies de profil ABC, les interactions profils-clade A ne peuvent donc pas être étudiées.

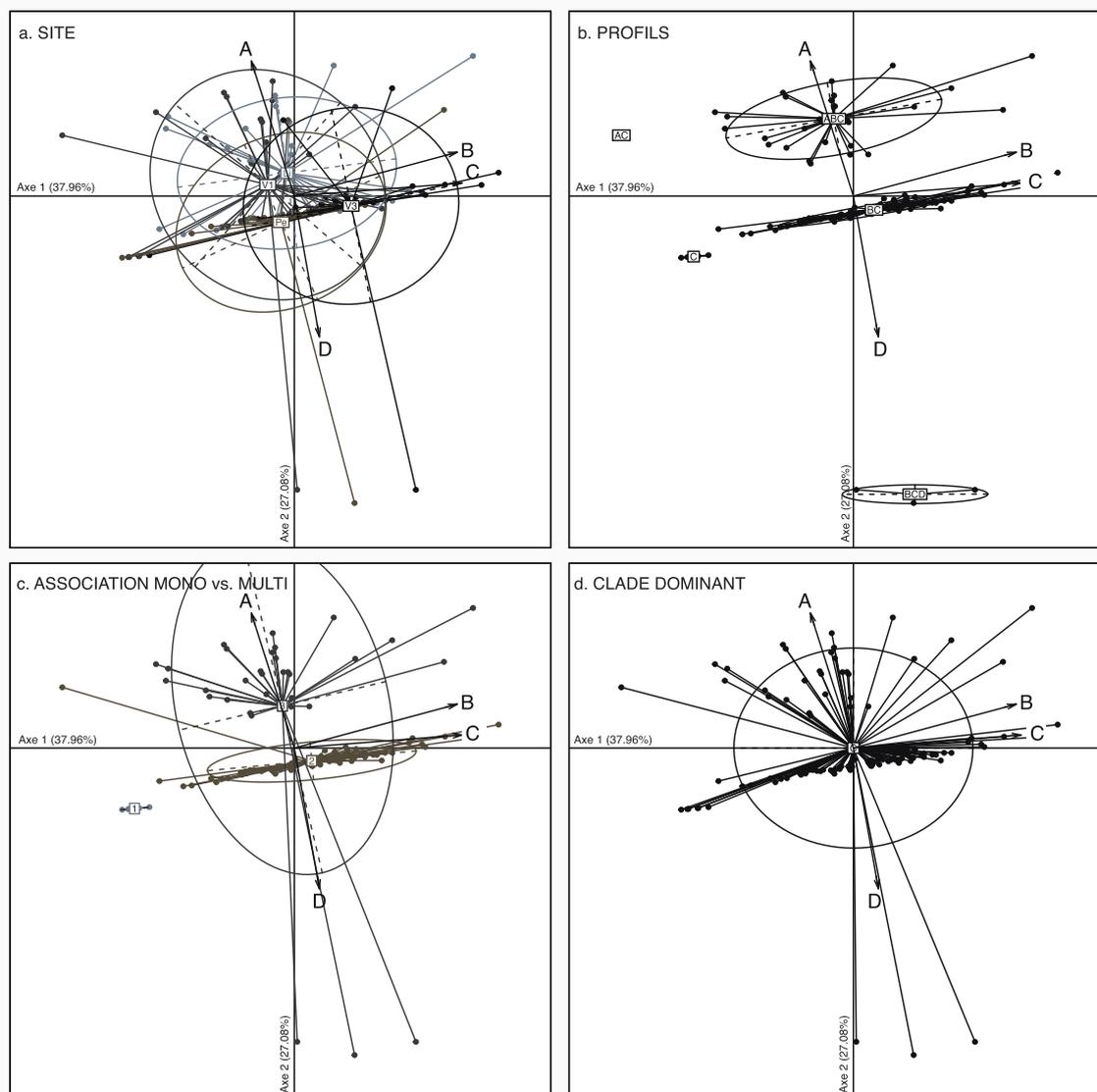


Figure 38 : Analyse en composantes principales (ACP) utilisant les quantités des clades A-D en nombre de copies 28S chez *P. rus* durant le suivi spatio-temporel de octobre 2011 à août 2012, représentées par : a) site, b) profils de communautés de *Symbiodinium*, c) nombre de clade associés, et d) clade dominant.

III.2.4 Bilan

Globalement, l'espèce *A. cytherea* montre une plus grande diversité de signatures symbiotiques, avec l'observation de plusieurs profils stables (Tableau 11). Selon les sites, une plus grande diversité de profils a été observée au site 'V3', tandis que les quantités des *Symbiodinium* clade D sont les plus importantes au site 'Li'. L'espèce a montré une fidélité au clade A, qui est représenté dans des quantités plus importantes en association au clade D, tandis que ce dernier est maintenu à des quantités élevées, le caractérisant de clade dominant.

L'espèce *P. damicornis* (Tableau 11) est représentée par une fidélité exclusive au clade D, souvent présent comme seul clade de la communauté symbiotique. Comme observé pour les *A. cytherea*, les quantités de clade D sont plus importantes au site 'Li', site sur lequel une plus grande diversité de profil est observée. Le clade D, toujours associé à des quantités de copies 28S importantes et inchangées selon les autres clades pouvant être présents, reste le clade dominant exclusif de l'espèce. Une interaction négative est observée entre les clades C et D, tandis qu'une interaction positive est observée entre les clades B et C, la présence du B faisant augmenter significativement les quantités de clade C.

La dernière espèce, *P. rus* (Tableau 11), est caractérisée par une association multi-clade exclusive dominée par le clade C et comprenant comme clade cryptique le clade B, toujours représenté dans des quantités stables. Les colonies du site 'V3' ont présenté un seuil de clade B plus important. Pour les sites de 'V1' et 'Li' la présence du clade A est également observée sur une partie du suivi. Chez cette espèce, on trouve l'interaction positive entre les clades B et C, les quantités de clade C étant plus importantes en présence du clade cryptique. A l'inverse, une interaction négative est observée entre les clades A et D.

Tableau 11 : Synthèse des caractéristiques observées chez les différentes espèces coralliennes du suivi, *A. cytherea*, *P. damicornis* et *P. rus*, décrites par les profils de clades, les interactions entre leurs clades, leur clade fidèle et dominant, et leur traits particuliers selon les sites.

Espèce	Profils	Interaction				Clade fidèle	Dominant	Site
		A	B	C	D			
<i>A. cytherea</i>	A	↘					A	
	D				=		D	
	AD	+			=		D	+ grandes quantités de clade D à Li
	ACD	↘			=		D	
	C					A	D	
	BC, ABC, ABCD						C	+ de diversité de profils à V3
	CD				=		C ou D	
<i>P. damicornis</i>	D				=		D	+ de diversité de profils à Li
	CD			-	=		D	
	BCD			+	=	D	D	+ de quantités de clade D à Li
	ACD, AD, BC, BD				=		D	
<i>P. rus</i>	C		=	-			C	Plus de clade B à V3
	BC		=	+		BC	C	Stabilité du clade A aux sites 'Li' et 'V3'
	BCD, ACD,						C	
	AC						C	

IV Lien entre les clades et les paramètres environnementaux

Afin d'évaluer si une relation peut être établie entre les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* et certains paramètres environnementaux, une étude comparative des variations entre deux échantillonnages consécutifs (deltas) des quantités des différents clades (nombre de copies 28S par polype) et celles des paramètres environnementaux a été réalisée. Cette analyse des variations permet dans un premier temps de réduire la variabilité intra-spécifique, liées aux signatures symbiotiques particulières des différents coraux hôtes (voir **partie III.2.1**), ainsi que les variations inter-sites (voir **partie I.2**) en ne tenant compte que de la différence entre deux périodes, quelque soit le niveau quantitatif initial. Cependant, les contextes environnementaux étant distincts selon les sites et les signatures symbiotiques spécifiques des espèces, l'ensemble des données en deltas a donc été rassemblé et étudié à l'aide d'une ACP par espèce et par site. Dans ces conditions, les projections des différentes valeurs obtenues par colonie (généralement cinq par site, par espèce et par période) se distingueront graphiquement en fonction des variations environnementales dans un premier temps, toutes identiques pour une même période, puis dans un second temps, selon les variations en clades pour chacune des colonies s'y référant. Afin d'estimer l'importance des deltas obtenus, la répartition des valeurs de delta pour chacune des variables a été analysée globalement. Cette répartition est souvent multimodale. Ainsi, un symbole '+' ou '-' spécifie que l'augmentation ou la diminution observée est différente de la répartition centrée autour de zéro. Lorsque les variations ne sont pas différentes de la répartition centrée, elles sont représentées par une flèche indiquant leur sens. Ces informations sont présentées dans les tableaux adjacents aux figures des ACP.

IV.1 *Acropora cytherea*

Ainsi, pour l'étude de la dynamique des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux *A. cytherea*, qui a été effectuée de juin 2011 à août 2012, les résultats des ACP sur trois des récifs frangeants contrastés de Moorea (voir **chapitre III-1 partie I.2.1**), 'V1', 'V3' et 'Li' sont présentés dans les figures 39, 40 et 41.

IV.1.1 Site V1

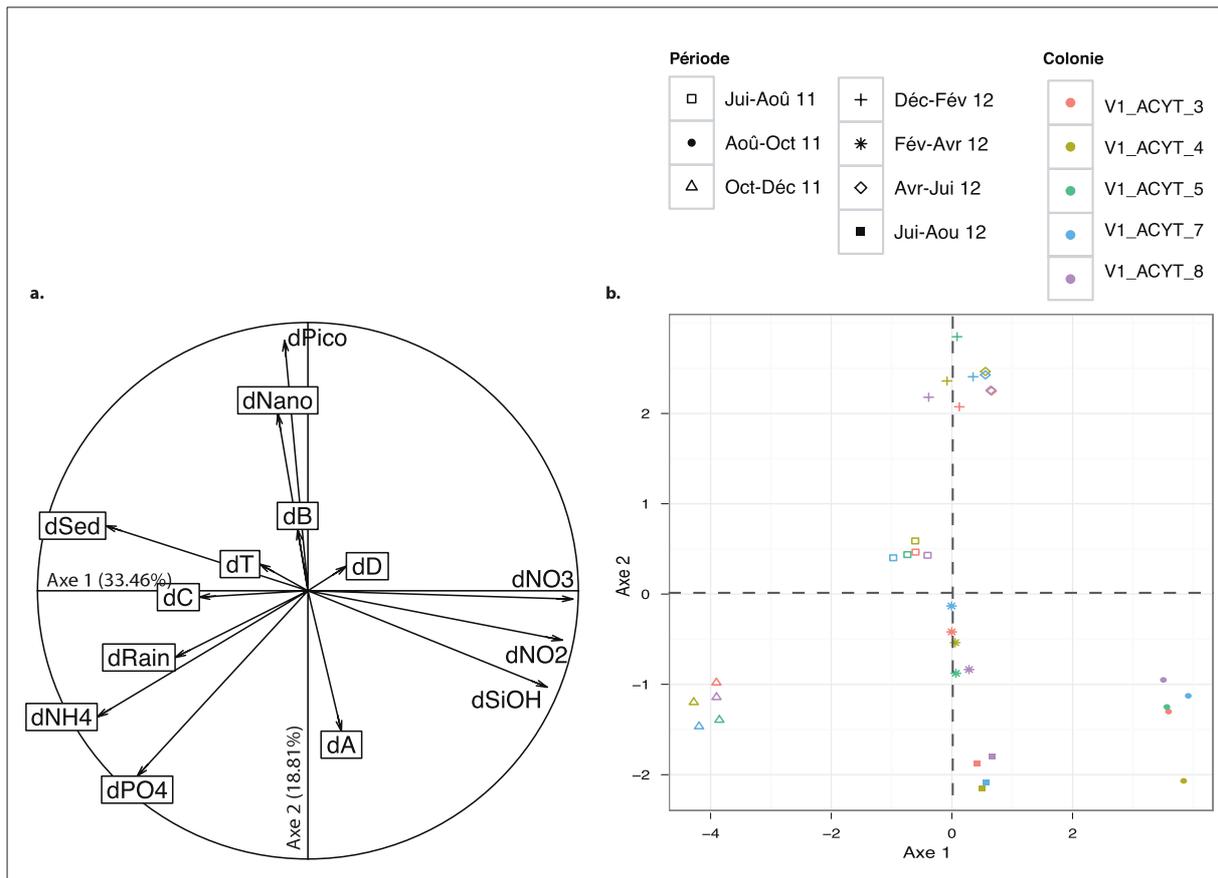
Pour le site 'V1' (Figure 39), les deux premiers axes permettent de distinguer trois types de variations des conditions environnementales différentes au cours des 7 périodes analysées. L'axe 1 (33,46% de la variance totale) distingue la période d'août à octobre 2011 qui se caractérise par une augmentation des nutriments azotés (NO_2^- et NO_3^{2-}) et des silicates et la période d'octobre à décembre 2011 par une augmentation de la pluviométrie associée à celles des sédiments, phosphates et ammonium, correspondant aux deux premiers types de variations. L'axe 2 (18,81%), discrimine les périodes en fonction de leurs variations des quantités en phytoplancton, pico- et nano-micro- confondus, constituant le troisième type et présentant quatre différents niveaux de variations. Pour chacun de ces types et/ou périodes, on constate que les cinq projections, correspondant aux cinq colonies, se disjoignent, matérialisant des variations en clades sensiblement différentes. Cette disjonction selon l'axe 1 correspond à des variations en clades D vs. C et selon l'axe 2, en clades B vs. A. Les cinq projections se disjoignent aussi bien par rapport à l'axe 1 que l'axe 2 au regard du centre de gravité du nuage de points. Les variations individuelles sont détaillées dans le

Tableau 12. On peut constater qu'effectivement, pour une même condition de variations environnementales, les cinq colonies analysées ne présentent pas un même type de variation en clades. Par exemple, durant la période août-octobre 2011, caractérisée par l'augmentation en silicates et nutriments azotés, une augmentation des clades A et D a été observée pour deux colonies ('V1-Acyt' n°3 et 4), tandis que les trois autres ont montré une diminution de ces mêmes clades. Ainsi, seules deux périodes ont présentées un même sens de variation d'un clade de *Symbiodinium*. Il s'agit de la période avril-juin 2012, caractérisée par une augmentation en phytoplancton, associée à une diminution des clades A. Cette homogénéité de la dynamique du clade A, est visualisée sur l'ACP par un regroupement des projections des quatre colonies. A l'inverse, la période suivante, de juin à août 2012, caractérisée par une diminution des concentrations de phytoplancton, a montré une augmentation des quantités de clade A dans ces mêmes colonies.

Ainsi, la dynamique des clades décrite précédemment chez *A. cytherea* ne montre pas de tendance générale avec un contexte environnemental particulier pour le site 'V1'.

Tableau 12 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies d' *A. cytherea* suivies à 'V1', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de juin 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dB) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2) et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain	
V1-ACYT-3		↗			↗											
V1-ACYT-4	Jui-Aou 2011	↘			↗											
V1-ACYT-5		↗			↘	↘	↘	↗	+	↘	↗	↘	↘	↘	↘	
V1-ACYT-7		↗		+	↗											
V1-ACYT-8		↗		-	↘											
V1-ACYT-3	Aou-Oct 2011	↗			↗											
V1-ACYT-4		+			↗											
V1-ACYT-5		↘			↘	↗	↘	↘	-	↘	-	+	+	↗	↗	
V1-ACYT-7		↘		-	↘											
V1-ACYT-8	↘			↘												
V1-ACYT-3	Oct-Déc 2011	↘			↗											
V1-ACYT-4		↘		+	↘											
V1-ACYT-5		↗			↘	↗	↘	↘	+	+	↗	-	-	↘	+	
V1-ACYT-7		↗		+	↗											
V1-ACYT-8	↘			↘												
V1-ACYT-3	Déc-Fév 2012	↗			↗											
V1-ACYT-4		↘		↗	↘											
V1-ACYT-5		↘			↗	↗	+	↗	-	-	↗	-	↘	↗	↗	
V1-ACYT-7		↘		-	↗											
V1-ACYT-8	↗	+	+	↗												
V1-ACYT-3	Fév-Avr 2012	↗			↘											
V1-ACYT-4		↗		+	↗											
V1-ACYT-5		↗			↘	↗	↗	↘	↗	↗	↘	↗	↘	↗	↘	
V1-ACYT-7		↘			↘											
V1-ACYT-8	↗	-	-	↗												
V1-ACYT-3	Avr-Jui 2012	↘			↗											
V1-ACYT-4		↘		-	↘	↘	↗	↗	-	-	↘	↘	-	↘	-	
V1-ACYT-7		↘			↗											
V1-ACYT-8		↘		↘	↗											
V1-ACYT-3	Jui-Aou 2012	↗			↘											
V1-ACYT-4		↗		↗	↗	-	-	↘	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↘	
V1-ACYT-7		↗			↗											
V1-ACYT-8		↗		-	↘											



IV.1.2 Site V3

Pour le site 'V3', l'ACP montre en axe 1 (31,51%) les mêmes variations des conditions environnementales que celle de l'axe 1 décrites pour le site 'V1' à savoir, une augmentation des nutriments silicates, nitrates et nitrites, en opposition aux autres variables environnementales. Cependant, cet axe ne représente pas significativement les variations de *Symbiodinium* et n'est donc pas présenté. Le deuxième axe (20,26%) montre une opposition entre une augmentation des températures des eaux, des phosphates ou de l'ammonium et de l'augmentation de la biomasse en phytoplancton (pico- et nano-micro- ; Figure 40). Le 3^{ème} axe (14,09%), illustre une corrélation positive entre les variations de températures des eaux, de taux de précipitations et des concentrations en nitrites, avec la biomasse phytoplanctonique (nano-micro et pico- ; Figure 40a). Selon l'axe 2, l'augmentation de clade A est opposée à l'augmentation en clades C et D, tandis que l'axe 3 indique une opposition de l'augmentation en clade A avec celles des clades B et C.

Tableau 13 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies d' *A. cytherea* suivies à 'V3', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de juin 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dD) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro- phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain
V3-ACYT-1		↗													
V3-ACYT-10		↗	↗	↗	-										
V3-ACYT-2	Jui-Aou 2011			↘	↗	↘	↗	↗	↗	-	↘	↘	↘	↘	↘
V3-ACYT-3		↗			↗										
V3-ACYT-4		↘			↘										
V3-ACYT-8		↗				↗									
V3-ACYT-1			↘												
V3-ACYT-10	Aou-Oct 2011	-	↗	↗											
V3-ACYT-2		+		↘	↗	↗	↘	↘	↘	↘	↘	+	+	↗	↗
V3-ACYT-3		↗			↗										
V3-ACYT-4		↗				↗									
V3-ACYT-1		↘			+										
V3-ACYT-10	Oct-Déc 2011		↘	↘											
V3-ACYT-2		↘		↘	↘	↗	+	↗	+	↗	↗	-	-	↘	+
V3-ACYT-3		↗			↗										
V3-ACYT-4		-			↗										
V3-ACYT-1		↗			↗										
V3-ACYT-10			-	↘											
V3-ACYT-2	Déc-Fév 2012	-		↗	↗	↗	+	↗	↘	-	↗	↘	↗	↗	↗
V3-ACYT-3		↘			↘										
V3-ACYT-4		+			↘										
V3-ACYT-8		↗				↗									
V3-ACYT-1			↗			-									
V3-ACYT-10				↘											
V3-ACYT-2	Fév-Avr 2012	+	-	-		↗	-	↘	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↘
V3-ACYT-3		↘			↗										
V3-ACYT-4		↗				↗									
V3-ACYT-8		↘				↗									
V3-ACYT-2		-		+	+										
V3-ACYT-3	Avr-Jui 2012	↘			↘	↘	↗	↗	↘	↘	↗	↘	-	↘	-
V3-ACYT-4		↘			↘										
V3-ACYT-8		↗				↗									
V3-ACYT-2				-	↘										
V3-ACYT-3	Jui-Aou 2012	-		+	↗	-	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↗	↘	↘
V3-ACYT-4		↗		+	↘										
V3-ACYT-8		↘				↗									

Ainsi, sur la Figure 40, contrairement au site 'V1', les points correspondant à une même période sont très dispersés sur les axes 2 et 3, excepté pour les périodes août-octobre et octobre-décembre 2011. Cette configuration illustre de fortes contradictions des variations en clades pour un même contexte environnemental. Ces variations détaillées dans le tableau (Tableau 13) indiquent en effet des réponses contrastées entre les colonies de la dynamique des clades de *Symbiodinium*.

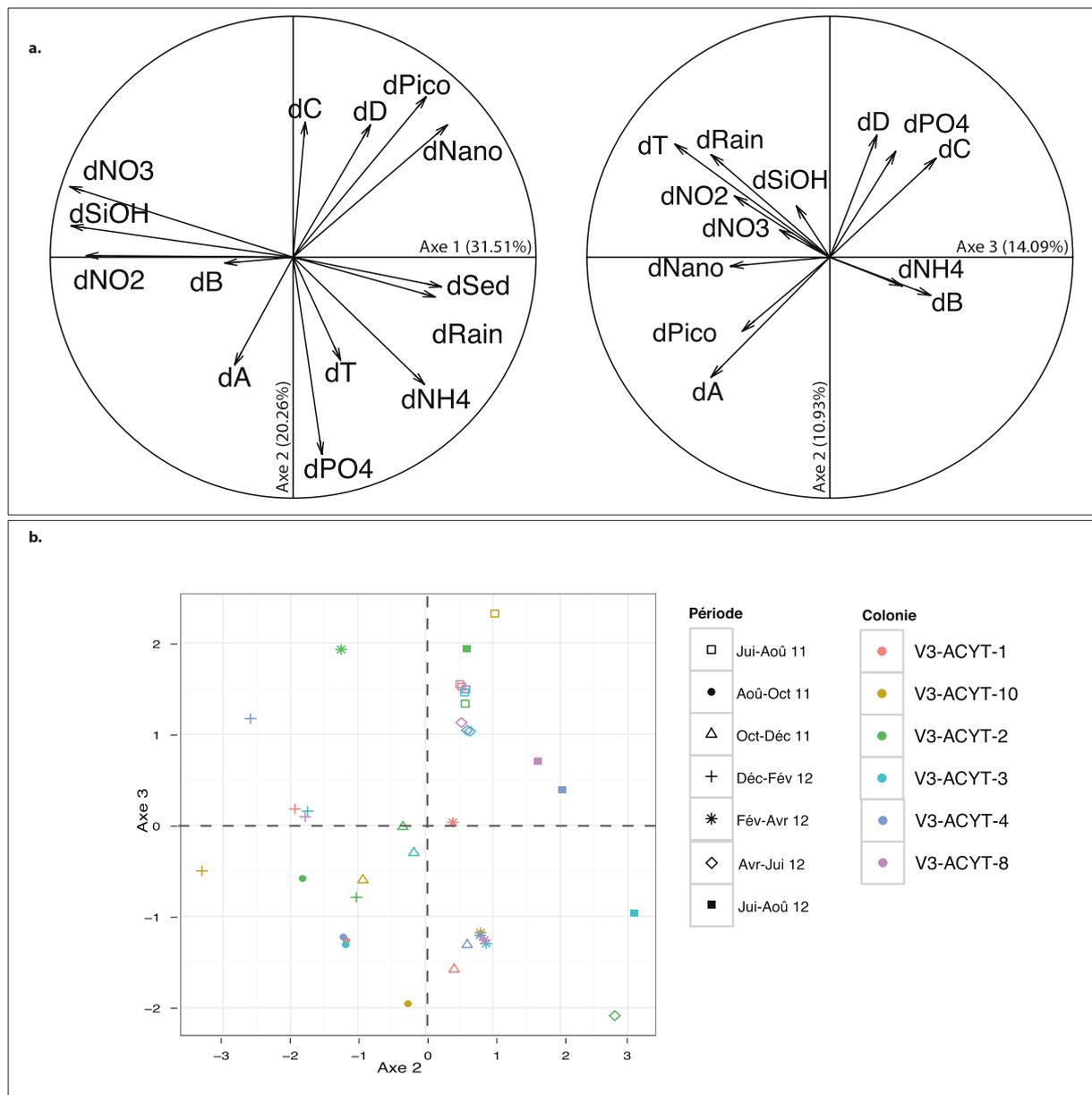


Figure 40 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales sur les 3 principaux axes, chez *A. cytherea* au site 'V3', a) cercle des corrélations des variables environnementales et des clades sur les axes 1, 2 et 3, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 2-3.

De plus, les variations environnementales obtenues durant la période août-octobre 2011 entre les sites 'V1' et 'V3', présentent des orientations similaires pour l'ensemble des paramètres environnementaux. Sur le site 'V3', il a été enregistré une augmentation des quantités clade D pour les trois colonies étant déjà associées à ce clade précédemment, suggérant un éventuel lien. Cependant, comme décrit précédemment sur le site 'V1', à cette même période, trois des cinq colonies ont présentées une diminution de ce même clade. Cette comparaison indique que l'augmentation du clade D dans ces conditions n'est pas généralisable.

Ainsi comme pour le site de 'V1', les clades de *Symbiodinium* associés chez les *A. cytherea* n'ont pas montré une même tendance dans les différentes colonies vis-à-vis de variations environnementales particulières.

IV.1.3 Site Li

Pour le site 'Li', le premier axe de l'ACP (27,04% de la variance expliquée ; Figure 41) distingue un premier contexte environnemental caractérisé par une augmentation en silicates, phosphates et phytoplancton, et un deuxième caractérisé par une augmentation des précipitations et des nutriments azotés (NO_2^- , NO_3^- et NH_4^+). Le second axe (24,53% de la variance totale) distingue uniquement des variations des paramètres environnementaux, et n'est donc pas présenté, car peu pertinent pour étudier les réponses des communautés de *Symbiodinium*. Le troisième axe (15,53%) décrit des conditions environnementales caractérisées par une augmentation des taux de sédimentation, corrélée à une diminution de la température et des précipitations.

Plus proche des observations effectuées au site 'V1', on retrouve pour des périodes données une homogénéité des projections des colonies. Par exemple, durant la période de avril et juin 2012, les cinq colonies ont été associées à une dynamique positive de clade A, dans un contexte environnemental d'augmentation en biomasse phyto-planctonique, mais également d'après le tableau détaillé des variations environnementales (**Tableau 14**), appauvrit en nutriments phosphatés. Lors de la période suivante, caractérisée par un enrichissement en nutriments azotés (NO_2^- , NO_3^- et NH_4^+), une tendance inverse a été observée, soit des dynamiques de clade A négatives pour les cinq colonies.

Tableau 14 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies d'*A. cytherea* suivies à 'Li', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de juin 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dD) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico-phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain	
Li-ACYT-10		↗														
Li-ACYT-2	Jui-Aou 2011	↘			↘											
Li-ACYT-5		↘			↘	↘	↗	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↘	
Li-ACYT-7		↘			↘											
Li-ACYT-9		↘														
Li-ACYT-10		↘														
Li-ACYT-2	Aou-Oct 2011	-			↘											
Li-ACYT-5		-			↘	↘	↘	↗	↘	↘	↗	+	↗	↗		
Li-ACYT-7		↗			↗											
Li-ACYT-9		↘														
Li-ACYT-10		↗														
Li-ACYT-2	Oct-Déc 2011	+			↗											
Li-ACYT-5		+			↗	↗	+	+	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	
Li-ACYT-7		↘			↘											
Li-ACYT-9		↗														
Li-ACYT-10		↘														
Li-ACYT-2	Déc-Fév 2012	↗			↘											
Li-ACYT-5		-			↘	↗	-	-	↗	-	↘	↘	↘	↗	+	
Li-ACYT-7		↗			↗											
Li-ACYT-9		↗														
Li-ACYT-10		↗														
Li-ACYT-2	Fév-Avr 2012	↘			↗											
Li-ACYT-5		+			↗	↗	↗	↘	↘	+	↗	↘	-	↘	-	
Li-ACYT-7		↘			↘											
Li-ACYT-9		↘														
Li-ACYT-10		↗														
Li-ACYT-2	Avr-Jui 2012	↗			↗											
Li-ACYT-5		↗			↘	↘	↗	↗	↘	-	↘	↘	↘	↘	↘	
Li-ACYT-7		↗			↗											
Li-ACYT-9		↗														
Li-ACYT-10		↘														
Li-ACYT-2	Jui-Aoû 2012	↘			↘											
Li-ACYT-5		↘			↗	-	↘	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↘	
Li-ACYT-7		↘			+	↗										
Li-ACYT-9		↘														

Ces dynamiques exclusives de clade A représentent une tendance totalement opposée, à celle observée sur le site ‘V1’ (**partie IV.1.1**), pourtant enregistrées exactement aux mêmes périodes, caractérisées par des conditions de variations environnementales similaires.

Pour les autres périodes et les autres contextes environnementaux distingués par l’ACP, une forte dynamique des clades A et D est observée de manière fréquente, sans établir de lien évident environnement-*Symbiodinium*.

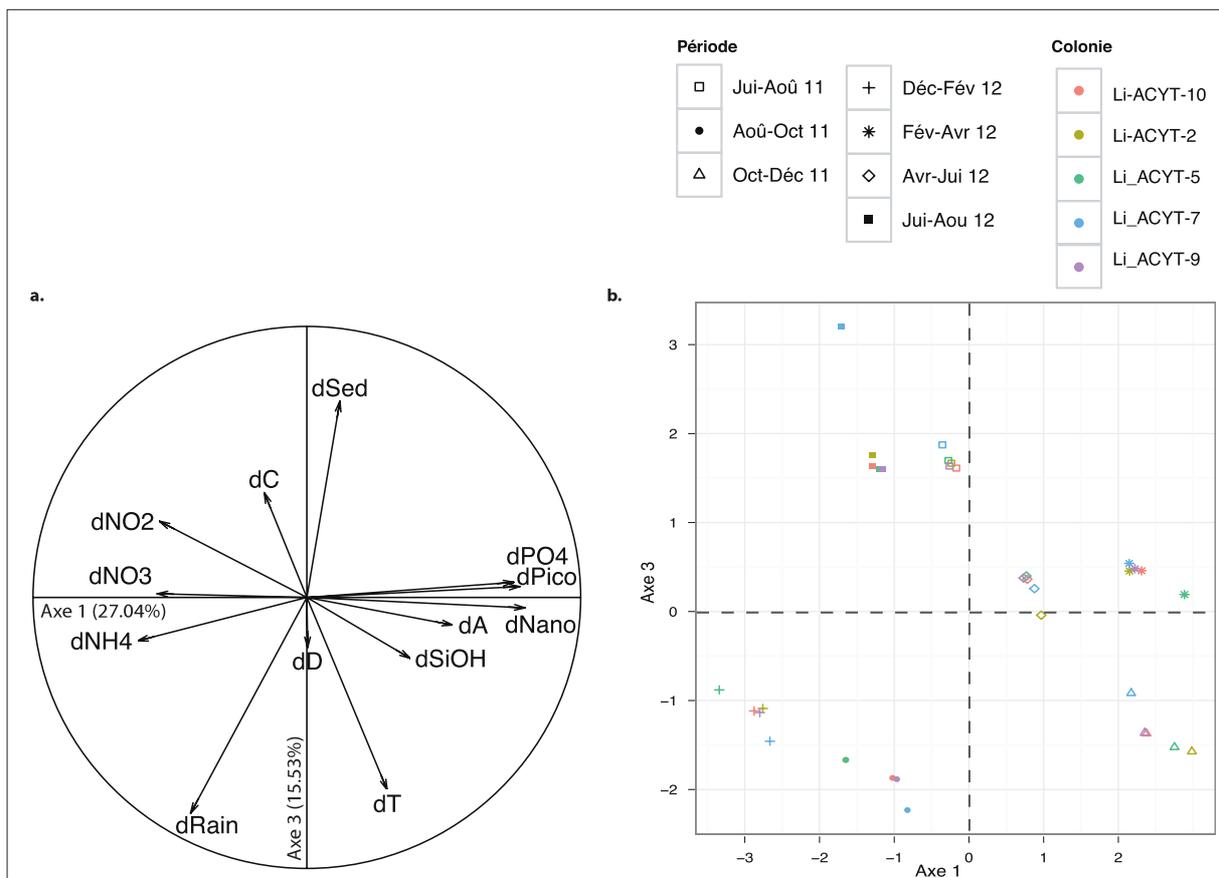


Figure 41 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales sur les 3 principaux axes, chez *A. cytherea* au site ‘Li’, a) cercle des corrélations des variables environnementales et des clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1 et 3.

De même que pour les deux autres sites, les communautés de *Symbiodinium* associées aux *A. cytherea* n’ont pas montré de tendance spécifique sur le site de ‘Li’, en fonction de variations environnementales particulières.

IV.2 *Pocillopora damicornis*

L'étude de la dynamique des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux *P. damicornis*, a été effectuée de février 2011 à août 2012 sur les quatre récifs frangeants contrastés de Moorea (voir I.2). Les résultats des ACP, obtenus sur les quatre récifs frangeants, 'V1', 'V3', 'Ma' et 'Li' sont présentés dans les figures 42 à 45.

IV.2.1 Site V1

L'analyse ACP sur le site 'V1' (**Figure 42a**), discrimine en axe 1 (34,90% de la variance totale) des contextes environnementaux en fonction de leurs variations des quantités en nutriments silicates, nitrates et nitrites, associés à une augmentation des précipitations. Sur ce même axe, il est distingué des conditions environnementales particulières caractérisées par une augmentation des taux de sédimentations, avec en parallèle des augmentations des concentrations en nutriments ammonium et phosphates. Le second axe (22,14% de variance totale) caractérise une période de diminution de la biomasse en phytoplancton, dans les deux fractions de tailles pico- et nano-micro-. En corrélation avec ces variables environnementales, l'axe 1 correspond à des variations en clade D, et l'axe 2 à des variations de sens communs des clades A, C et D.

Les projections des différentes colonies à une même période, distinguent deux contextes environnementaux particuliers, ayant influencés des variations similaires en clade D, principalement. Les périodes, décembre-février 2012 et avril-juin 2012, ont montré des variations environnementales intenses et proches, étant toutes deux caractérisées par un appauvrissement significatif en nutriments phosphates et ammonium, et plus modéré en silicates, associé en parallèle à une forte augmentation en nano-micro-phytoplancton, dans des conditions de précipitations en baisse. Dans ces conditions, les cinq colonies coralliennes ont été sujettes à une augmentation du clade D. De plus, dans ces conditions, trois événements de *switching* ont été observés par une acquisition *via* l'environnement de *Symbiodinium* clade C (*i.e.* V1-Pdam-7, V1-Pdam-4 et V1-Pdam-9), et une augmentation dans le cas de la colonie qui en avait acquis précédemment (*i.e.* V1-Pdam-7). De la même façon, les périodes février-avril 2011 et août-octobre 2011, ont présentés des variations environnementales globalement similaires, associées à une diminution des taux de sédimentations et à une augmentation des concentrations en silicates et en nutriments azotés (NO_2^- et NO_3^-), néanmoins plus intensifiées lors de la deuxième période (**Tableau 15**). Dans un tel contexte, toutes les colonies ont vu leurs quantités de *Symbiodinium* clade D diminuer.

Tableau 15 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. damicornis* suivies à 'V1', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de février 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dB) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico-phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain
V1-PDAM-3					↘										
V1-PDAM-4					↘										
V1-PDAM-5	Fév-Avr 2011				↘	↗	↗	↗	↘	↗	↘	↗	↗	↗	↘
V1-PDAM-7				-	↘										
V1-PDAM-9					↘										
V1-PDAM-3					↘										
V1-PDAM-4					↗										
V1-PDAM-5	Avr-Jui 2011				↘	↘	↗	↘	↘	+	↗	↗	↗	↘	↗
V1-PDAM-7					↗										
V1-PDAM-9					↗										
V1-PDAM-3					↗										
V1-PDAM-4					↘										
V1-PDAM-5	Jui-Aou 2011				↗	↘	↘	↗	+	↘	↗	↘	↘	↘	↘
V1-PDAM-7					↗										
V1-PDAM-9					↗										
V1-PDAM-3					↘										
V1-PDAM-4					↘										
V1-PDAM-5	Aou-Oct 2011				↘	↗	↘	↘	-	↘	-	+	+	+	↗
V1-PDAM-7					↘										
V1-PDAM-9					↘										
V1-PDAM-3					↗										
V1-PDAM-4					↗										
V1-PDAM-5	Oct-Déc 2012				↘	↗	↘	↘	+	+	↗	-	-	-	+
V1-PDAM-7					↗										
V1-PDAM-9					↗										
V1-PDAM-3					↗										
V1-PDAM-4				+	↗										
V1-PDAM-5	Déc-Fév 2012				↗	↗	+	↗	-	-	↗	-	↘	↗	↗
V1-PDAM-7					↗										
V1-PDAM-9					↗										
V1-PDAM-3					↗										
V1-PDAM-4				-	↘										
V1-PDAM-5	Fév-Avr 2012				↘	↗	↗	↘	↗	↗	↘	↗	↘	↗	↘
V1-PDAM-7					↘										
V1-PDAM-9					↘										
V1-PDAM-3					↗										
V1-PDAM-4		↗		+	↗										
V1-PDAM-5	Avr-Jui 2012				↗	↘	↗	↗	-	-	↘	↘	-	↘	-
V1-PDAM-7					↗										
V1-PDAM-9					+	↗									
V1-PDAM-3					↘										
V1-PDAM-4		↘		-	↗										
V1-PDAM-5	Jui-Aou 2012				↘	-	-	↘	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↘
V1-PDAM-7					↗										
V1-PDAM-9					-	↗									
V1-PDAM-3					-	-									

Les autres saisons sont représentées sur les axes 1 et 3 par des projections disjointes, ce qui indique des dynamiques de clade D très distinctes entre les colonies dans des contextes environnementaux à plus faibles variations.

Ainsi, pour les colonies suivies de *P. damicornis* au site 'V1', des dynamiques uniformes de clade D, voire de clade C, ont été observées dans des contextes environnementaux particuliers et variables à des échelles significatives. A des échelles de variations plus modérées, les dynamiques des *Symbiodinium* observées ont présentées une très grande hétérogénéité.

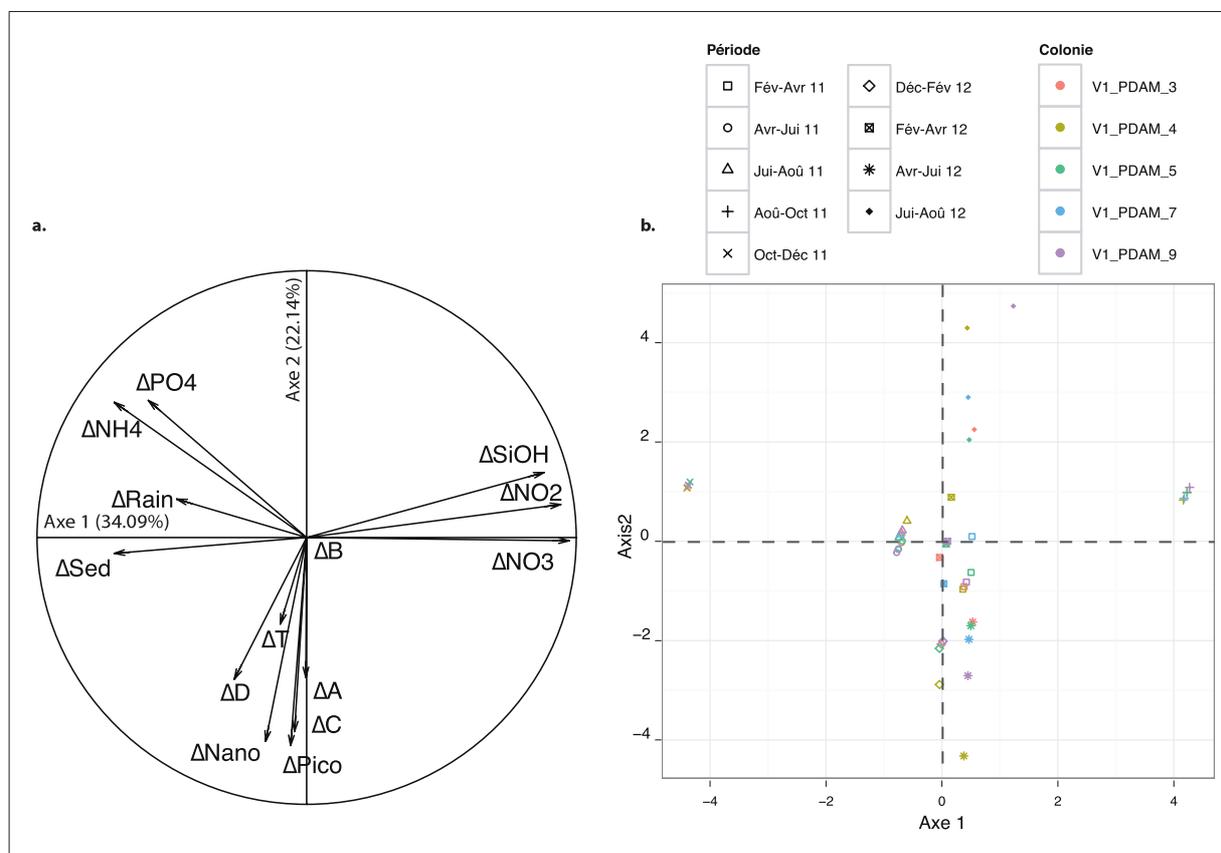


Figure 42 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales sur les 3 principaux axes, chez *P. damicornis* au site 'V1', a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1-2.

IV.2.2 Site V3

L'ACP du site 'V3' (Figure 43), distingue des contextes environnementaux très proches de ceux présentés précédemment, pour le site 'V1', deuxième site de la côte Est.

Tableau 16 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. damicornis* suivies à 'V3', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de février 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dD) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain
V3-PDAM-12				-	↘										
V3-PDAM-2	Fév-Avr 2011				↘	↗	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘
V3-PDAM-3				-	↘										
V3-PDAM-5				-	↗										
V3-PDAM-11					↘										
V3-PDAM-12	Avr-Jui 2011				↘										
V3-PDAM-2					↗	↘	↘	↘	↘	↗	↘	↗	+	+	↗
V3-PDAM-3					↗										
V3-PDAM-5				+	↗										
V3-PDAM-11					↘										
V3-PDAM-12	Jui-Aou 2011				↗										
V3-PDAM-2					↗	↘	↗	↗	↗	-	↘	↘	↘	↘	↘
V3-PDAM-3					↗										
V3-PDAM-5				-	↘										
V3-PDAM-11					↗										
V3-PDAM-12	Aou-Oct 2011				↘										
V3-PDAM-2					↘	↗	↘	↘	↘	↘	↘	+	+	+	↗
V3-PDAM-3					↘										
V3-PDAM-5					↘										
V3-PDAM-11					↘										
V3-PDAM-12	Oct-Déc 2011				↘										
V3-PDAM-2					↘	↗	+	↗	+	↗	↗	-	-	-	+
V3-PDAM-3					↘										
V3-PDAM-5					↗										
V3-PDAM-11			+	↘											
V3-PDAM-12	Déc-Fév 2012			+	↗										
V3-PDAM-2				+	↗	↗	+	↗	↘	-	↗	↘	↗	↗	↗
V3-PDAM-3				+	↗										
V3-PDAM-5				+	↗										
V3-PDAM-11			-	↗											
V3-PDAM-12	Fév-Avr 2012			-	↘										
V3-PDAM-2				-	↘	↗	-	↘	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↘
V3-PDAM-3					↗	↘									
V3-PDAM-5					↘	↘									
V3-PDAM-11					↗										
V3-PDAM-12	Avr-Jui 2012				↗										
V3-PDAM-2				+	↗	↘	↗	↗	↘	↘	↗	↘	-	-	-
V3-PDAM-3				-	↗										
V3-PDAM-5				-	↗										
V3-PDAM-11					↘										
V3-PDAM-12	Jui-Aou 2012				↗	-	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↗	↘	↘
V3-PDAM-2				-	↘										

L'axe 1 (34,36% de la variance totale) distingue une période d'augmentation en précipitations, sédimentation, et des teneurs en ammonium, avec une hausse des communautés phyto-planctoniques (pico- et nano-micro-). A l'opposé de cet axe, des conditions particulières de variations négatives en nutriments silicates, nitrates et nitrites sont distinguées. Sur ce premier axe, aucun lien avec les communautés de *Symbiodinium* n'a pu être mis en avant. Le deuxième axe (22,7%) distingue comme vu précédemment pour 'V1', des conditions particulières d'enrichissement en nutriments azotés (NH_4^+) et phosphatés (PO_4^{2-}), et des conditions d'augmentation en phytoplancton appartenant aux fractions pico- et nano-micro-. Le 3^{ème} axe (14,19% de la variance totale) décrit des conditions, caractéristiques de la saison humide, avec des variations positives des taux de précipitations et de la température d'eau de surface, associées à des augmentations des concentrations en nitrites, en nano-micro-phytoplancton.

Pour chacun de ces contextes environnementaux et/ou périodes, les 5 projections, correspondant aux cinq colonies, se disjoignent distinctement signifiant des variations en clades différentes. Ces disjonctions selon l'axe 2 correspondent à des variations en clades C et D, simultanément, et selon l'axe 3, en clades D. Les 5 projections se disjoignent aussi bien par rapport à l'axe 2 que l'axe 3 au regard du centre de gravité du nuage de points. Aussi, aucune période n'a été identifiée par des variations corrélées strictement entre les clades D et C. Par exemple, la période de décembre à février 2012, caractérisée par une augmentation et une diminution significative du nano-micro- et du phosphate (**Tableau 16**), respectivement, montre pour les cinq colonies coralliennes des acquisitions de clade C *via* l'environnement. Parallèlement quatre des colonies ont également montré une augmentation des quantités de clade D, avec pour exception la colonie 'V3-Pdam-11' qui a montré une perte de ce clade. Lors de la période suivante, cette disparité est retrouvée avec des conditions environnementales significativement marquées par une diminution de la biomasse phyto-planctonique, ce qui amène à une observation inverse soit des diminutions de dynamique de clade D, excepté encore une fois pour la colonie 'V3-Pdam-11', tandis que le clade C a disparu ou évolué de manière antagoniste.

Néanmoins, on remarque que l'évolution du clade D, dans un contexte caractérisé par des augmentations significatives en nutriments nitrates et nitrites, lié à une augmentation des précipitations, a suivi une dynamique positive pour au sein des colonies, ce qui correspond aux observations effectuées sur le site de 'V1', où les mêmes conditions environnementales ont été associées à une diminution des clades D (*i.e.* IV.2.1).

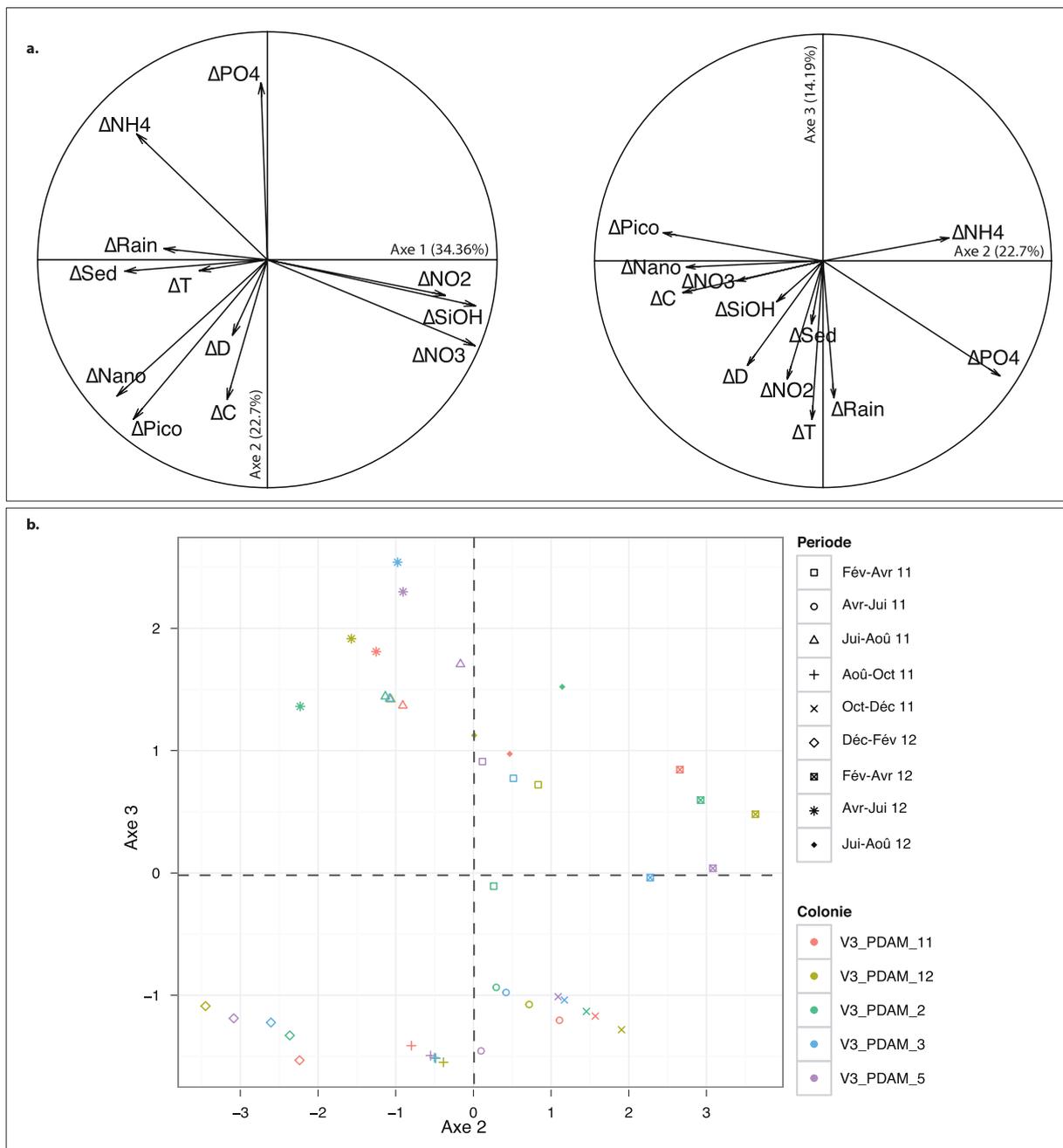


Figure 43 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales sur les 3 principaux axes, chez *P. damicornis* au site 'V3', a) cercle des corrélations des variables environnement et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 2 et 3.

Globalement, la dynamique des clades C et D pour les colonies de *P. damicornis*, suivies à 'V3', est caractérisée par une importante hétérogénéité à l'échelle des colonies, ne permettant pas d'établir de lien avec un contexte environnemental. En revanche, les conditions particulières de fortes variations en nutriments azotés, nitrates et nitrites, et de

précipitations, associées à une réponse de dynamique commune du clade D concordent avec les observations faites au site 'V1'.

IV.2.3 Site Li

Pour le site 'Li', l'axe 1 de l'ACP (23.40% de la variance totale) caractérise des conditions particulières d'augmentations des teneurs en nutriments phosphates et silicates, ainsi que de la biomasse phyto-planctonique appartenant aux fractions pico- et nano-micro- (Figure 44a). Le deuxième axe (21.7% de la variance totale), distingue deux contextes environnementaux particuliers, un premier caractérisé par des augmentations des concentrations en nutriments azotés (NO_2^- , NO_3^- et NH_4^+) et un deuxième par des variations des concentrations en pico-phytoplancton et des teneurs en phosphates. Le troisième axe (18.43% de la variance totale) distingue des conditions particulières de variations en taux de précipitations associées à aux teneurs en silicates et nitrates. Les projections des colonies aux différentes périodes indiquent une importante disparité selon les axes principaux 1, 2 et 3. La disparité des points, représentant les colonies sur une même période, implique des différences de variations des dynamiques des clades A, B, C et D selon l'axe 1, uniquement de B sur l'axe 2, et des clades B et C sur l'axe 3.

La présence plus fréquente des clades B et C, chez les *P. damicornis* du site 'Li' justifie la disjonction entre les projections. Il est fréquent d'observer, lors d'acquisitions ou de pertes des clades B et C en simultanément *via* le milieu externe, un effet antagoniste avec la dynamique du clade D. Néanmoins, aucun regroupement de projections n'est fait dans ce sens en lien avec une période ou un contexte environnemental particulier (**Tableau 17**). Par exemple, on retrouve l'interaction des dynamiques des clades B et C avec celles du clade D, chez 3 des cinq colonies du suivi, 'Li-PDAM' n° 11, 2, et 7, et cela à des périodes différentes, en début (e.g. juin-août 2011) et fin de suivi (e.g. juin-août 2012).

L'observation seule des variations du clade D, indique des réponses négatives communes entre les cinq colonies, aux deux périodes de février-avril 2011 et juin-août 2012, les deux ayant en commun un enrichissement en nutriments (azotés, phosphates, silicates) et une augmentation de la sédimentation. Cependant, on retrouve à ces deux mêmes périodes des variations de températures opposées, à savoir une augmentation au début de suivi et une diminution significative en fin de suivi. Aussi, on peut remarquer, qu'en période avril-juin 2012, une évolution positive générale des *Symbiodinium* clade D, comme pour les deux sites vu précédemment, ayant en commun un appauvrissement en nutriments.

Tableau 17 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. damicornis* suivies à 'Li', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de février 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dB) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico-phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

IDcol	Periode	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain
Li-PDAM-11				-	↘										
Li-PDAM-2		+	+		↘										
Li-PDAM-3	Fév-Avr 2011			-	↘	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↘
Li-PDAM-4					↘										
Li-PDAM-7					↘										
Li-PDAM-11					↗										
Li-PDAM-2		-	-		↗										
Li-PDAM-3	Avr-Jui 2011				↗	↘	↘	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↘	↗
Li-PDAM-4					↗										
Li-PDAM-7					↗										
Li-PDAM-11				+	↘										
Li-PDAM-2		+	+		↘										
Li-PDAM-3	Jui-Aou 2011				↘	↘	↗	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	↘
Li-PDAM-4					↘										
Li-PDAM-7					↗										
Li-PDAM-11				-	↗										
Li-PDAM-2		-	-		↘										
Li-PDAM-3	Aou-Oct 2011				↘	↘	↘	↘	↗	↘	↘	↗	+	↗	↗
Li-PDAM-4					↘										
Li-PDAM-7				+	↗										
Li-PDAM-11		↗			↘										
Li-PDAM-2		+		+	↘										
Li-PDAM-3	Oct-Déc 2011				↘	↗	+	+	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗
Li-PDAM-4				+	↗										
Li-PDAM-7				-	↘										
Li-PDAM-2		-		-	↗										
Li-PDAM-3	Déc-Fév 2012				↘	↗	-	-	↗	-	↘	↘	↘	↗	+
Li-PDAM-4				-	↘										
Li-PDAM-7					↗										
Li-PDAM-2		+	+		-										
Li-PDAM-3	Fév-Avr 2012			+	↘	↗	↗	↘	↘	+	↗	↘	-	↘	-
Li-PDAM-4					↗										
Li-PDAM-7					↘										
Li-PDAM-11		-			↗										
Li-PDAM-2		-	-		↗										
Li-PDAM-3	Avr-Jui 2012			-	↗	↘	↗	↗	↘	-	↘	↘	↘	↘	↘
Li-PDAM-4					↗										
Li-PDAM-7					↗										
Li-PDAM-11					↘										
Li-PDAM-2		+	+		-										
Li-PDAM-3	Jui-Aou 2012				↘	-	↘	↘	↗	↗	↗	↗	↗	+	↘
Li-PDAM-4					↘										
Li-PDAM-7		+	+		↘										

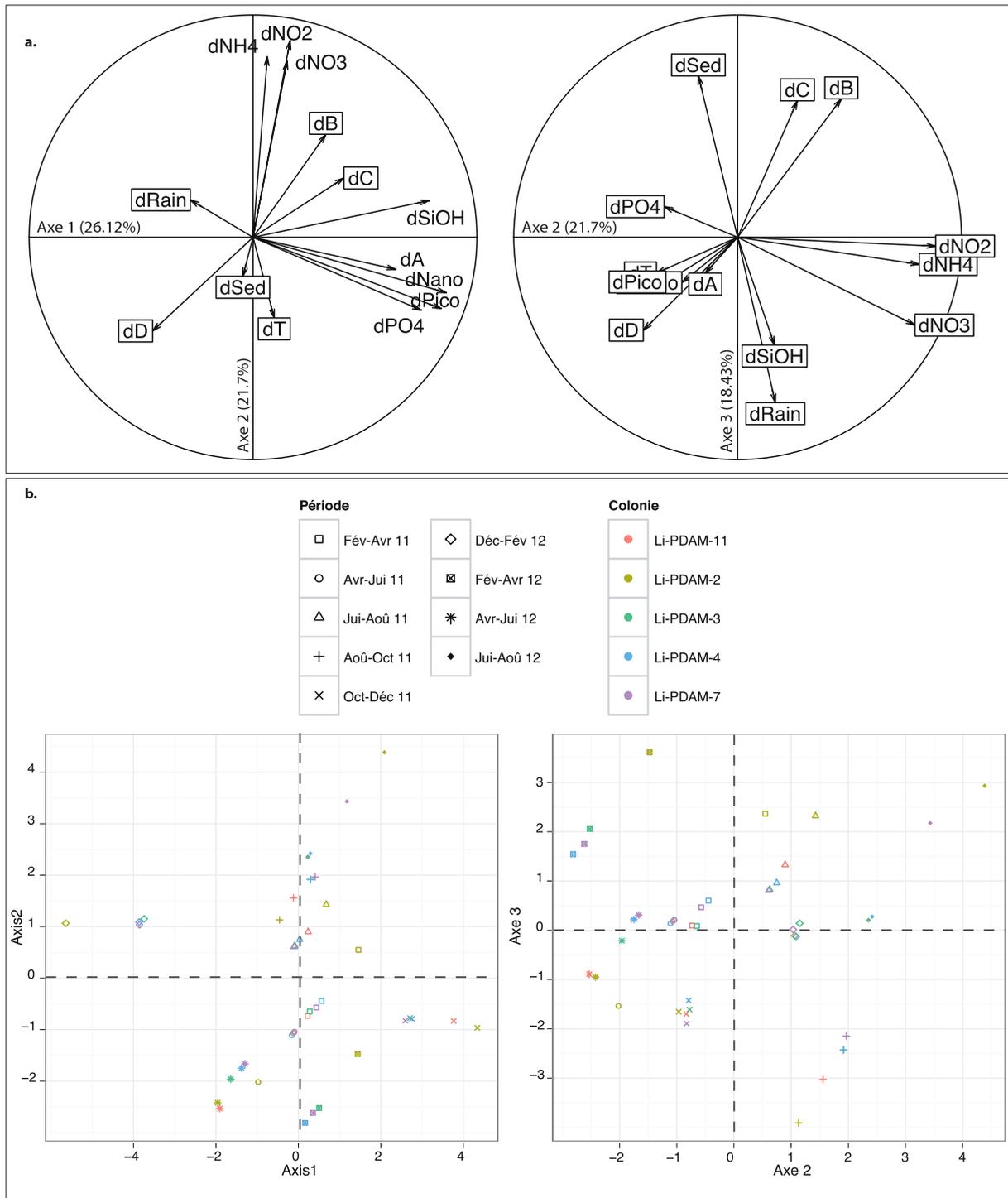


Figure 44 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales, chez *P. damicornis* au site 'Li', a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1-2 et 2-3

Globalement, sur le site 'Li', comme pour les autres sites, on observe également une forte hétérogénéité des réponses de dynamiques en fonction des colonies et des différents contextes environnementaux. Seule la période avril-juin 2012 concorde avec les autres sites,

avec une augmentation générale des quantités de clade D dans des conditions pauvres en nutriments mais riches en phytoplancton.

IV.2.4 Site Ma

Pour le site 'Ma', l'axe 1 (23.39% de la variance totale) oppose deux conditions environnementales particulières. La première illustre un contexte environnemental de variations de précipitations, de concentrations en nutriments phosphates et de concentrations en phytoplancton (nano-micro- et pico-). La deuxième se caractérise par des variations en sédiments et en nitrates. L'axe 2 de l'ACP (20.67% de la variance totale) ne met pas en avant de lien entre les variations environnementales et la dynamique des clades de *Symbiodinium*, et n'est donc pas présenté. Le 3^{ème} axe distingue deux contextes environnementaux, soit caractérisé par des variations de précipitations, de température, et de concentrations en phytoplancton (nano-micro- et pico-), soit caractérisé par des variations importantes des teneurs en nutriments silicates, nitrites, phosphates et ammonium (Figure 45).

Plus proche, de 'V1', la projection des colonies d'une même période est plus homogène. Ces projections sont influencées par des variations de dynamiques du clade D, selon l'axe 1, et des clades B et C selon l'axe 3.

De la même façon, que ce qui a pu être vérifié dans les autres sites, certaines tendances générales sont observées, notamment sur le sens de dynamique du clade D, mais cela dans des conditions de variations environnementales distinctes. Par exemple, deux tendances générales de dynamique de clade D opposées ont pu être constatées chez les colonies coralliennes entre les périodes avril-juin 2011 et 2012 (**Tableau 18**), alors qu'elles ont toutes été exposées, entre autre, à des augmentations significatives de la biomasse en phytoplancton (nano-micro- et pico-). Concernant les variations des clades C voire B, une importante hétérogénéité dans leurs dynamiques durant des périodes et/ou contextes environnementaux donnés est observée.

Tableau 18 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. damicornis* suivies à 'Ma', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de février 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dB) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico-phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain	
MA-PDAM-1	Fév-Avr 2011			-	↘											
MA-PDAM-3					↗											
MA-PDAM-4					↘	↗	↗	↘	↘	↗	↗	↗	↗	↗	↘	
MA-PDAM-6					↘											
MA-PDAM-9						↘										
MA-PDAM-1	Avr-Jui 2011				↘											
MA-PDAM-3					↘											
MA-PDAM-4					↘	↘	+	+	↘	+	-	↗	↗	+	↗	
MA-PDAM-6					↘											
MA-PDAM-9					↘											
MA-PDAM-1	Jui-Aou 2012				↘											
MA-PDAM-3					↗											
MA-PDAM-4					↘	↘	-	↘	↗	-	↘	↗	↗	↘	-	
MA-PDAM-6					↘											
MA-PDAM-9					↘											
MA-PDAM-1	Aou-Oct 2011			+	↘											
MA-PDAM-4					↗	↗	↘	↘	↘	↘	↗	+	+	↗	↗	
MA-PDAM-6					↗											
MA-PDAM-9					↗											
MA-PDAM-1		Oct-Déc 2012				↗	↗	↗	↗	+	+	+	↘	-	-	+
MA-PDAM-4				+	↘	↗	↗	↗	+	+	+	↘	-	-	+	
MA-PDAM-6					↘											
MA-PDAM-9					↘											
MA-PDAM-1	Déc-Fév 2012				-	↗										
MA-PDAM-3				-	↗											
MA-PDAM-4				-	↘	+	↘	↘	-	-	+	↘	↘	↘	↗	
MA-PDAM-6				+	↘											
MA-PDAM-9				+	↗											
MA-PDAM-1	Fév-Avr 2012				↘											
MA-PDAM-3					↘											
MA-PDAM-4					↘	↗	↗	↗	↗	+	-	↗	↗	↗	↘	
MA-PDAM-6					↘											
MA-PDAM-9				+	↘	↘										
MA-PDAM-1	Avr-Jui 2012				↗											
MA-PDAM-3					↗											
MA-PDAM-4					↗	↘	+	+	↘	↘	-	↘	↘	↘	↘	
MA-PDAM-6					↗											
MA-PDAM-9				-	-	↗										
MA-PDAM-1	Jui-Aou 2012			+	+	↘										
MA-PDAM-3					↗											
MA-PDAM-4					↘	-	-	↘	+	↘	↗	↗	↗	+	-	
MA-PDAM-6					↘											
MA-PDAM-9				+	+	↘										

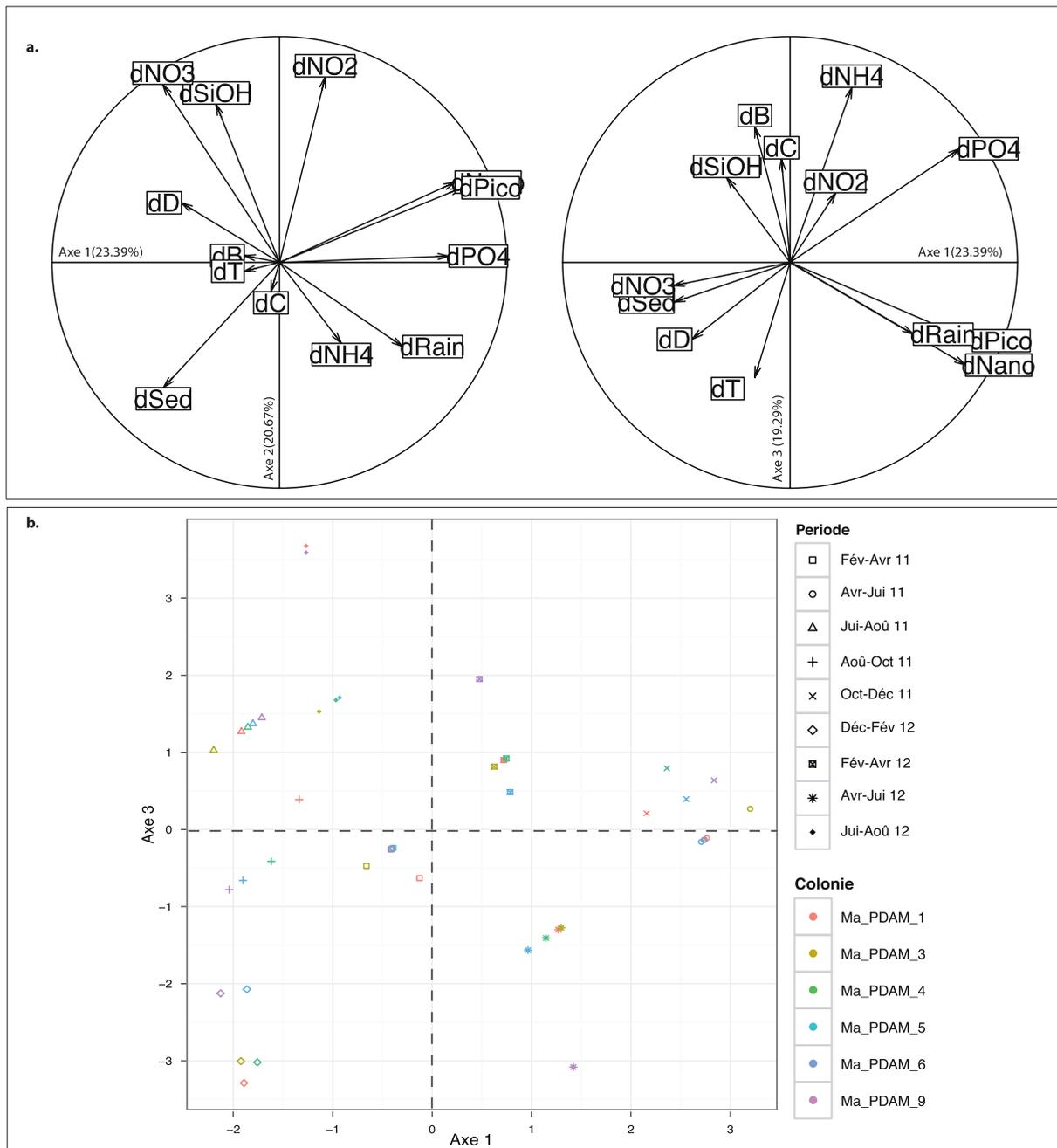


Figure 45 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales, chez *P. damicornis* au site 'Ma', a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades sur les axes 1-2 et 1-3, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1-3.

Globalement, identiques aux sites vus précédemment, les dynamiques des clades de *Symbiodinium* chez les *P. damicornis* du site 'Ma' n'ont été mises en lien avec aucune condition de variations environnementales. Les colonies présentent dans ce site des réponses très hétérogènes. Cependant, il est intéressant de noter que sur la période de avril-juin 2012, on retrouve comme pour les autres sites, la tendance générale d'une augmentation des

Symbiodinium clade D face à des conditions appauvries en nutriments et significativement enrichie en phytoplancton (pico- et nano-micro-). Cette période a donc présenté des dynamiques de clades D communes dans des sites séparés géographiquement et contrastés.

IV.3 *Porites rus*

L'étude de la dynamique des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux *P. rus*, a été effectuée de octobre 2011 à août 2012, les résultats des ACP sur les quatre récifs frangeants sur les quatre récifs frangeants contrastés de Moorea 'V1', 'V3', 'Li' et 'Ma' sont représentés dans les figures 46 à 49.

IV.3.1 *Site V1*

Pour le site V1 (Figure 46), les 3 premiers axes permettent de distinguer trois types de variations des conditions environnementales différentes au cours des 12 mois de suivi. L'axe 1 de l'ACP (42.84% de la variance totale), distingue très nettement la période d'octobre à décembre 2011, caractérisée par des variations positives de précipitations, de sédimentation, et de température, associées à un enrichissement du milieu en nutriments phosphates et ammonium. A l'opposé de ce premier axe, un autre contexte environnemental est distingué, intégrant plusieurs périodes, par des augmentations en nutriments nitrates, nitrites et silicates, en association à une augmentation de la biomasse en pico-phytoplancton. L'axe 2 (24.93% de la variance totale) discrimine nettement les périodes du suivi en 3 types, évoluant sur des variations corrélées de la biomasse en phytoplancton (nano-micro- et pico-), et à l'opposé sur des variations corrélées en nutriments silicates, phosphate et ammonium. L'axe 3 (15.76%), distingue des conditions de variations en températures et en teneurs en nano-micro-phytoplancton.

Les des projections correspondant à une période de suivi donné, montre une disparité selon les axes 2 et 3 essentiellement, correspondant à des variations en quantités de clades B et C, et A vs. B, respectivement. En effet, les variations individuelles des dynamiques des clades A, B et C (**Tableau 19**) n'indiquent pas de tendance générale en fonction d'un contexte environnemental particulier.

Tableau 19: Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. rus* suivies à 'V1', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de octobre 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dB) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain
V1-PRUS-1	Oct-Déc 2011	+	↗	↘											
V1-PRUS-3			↗	↗											
V1-PRUS-4		↗	↘	↘		↗	↘	↘	+	+	↗	-	-	-	+
V1-PRUS-6		+	↗	↗											
V1-PRUS-7			↘	↘	-										
V1-PRUS-1	Déc-Fév 2012	↘	↗	↗											
V1-PRUS-3		+	↗	↘											
V1-PRUS-4		↘	↗	↘		↗	+	↗	-	-	↗	-	↘	↗	↗
V1-PRUS-6		↗	↗	↘											
V1-PRUS-7			↗	↗											
V1-PRUS-1	Fév-Avr 2012	↗	↗	↘											
V1-PRUS-3		↗	↘	↘											
V1-PRUS-4		↗	↘	↘		↗	↗	↘	↗	↗	↘	↗	↘	↗	↘
V1-PRUS-6		↘	↘	↗											
V1-PRUS-7			↘	↘											
V1-PRUS-1	Avr-Jui 2012	-	↘	↗											
V1-PRUS-3		-	↗	↗											
V1-PRUS-4		-	↗	↗		↘	↗	↗	-	-	↘	↘	-	↘	-
V1-PRUS-6		-	↗	↗											
V1-PRUS-7			↗	↗											
V1-PRUS-1	Jui-Aou 2012		↘	↗											
V1-PRUS-3			↘	↘											
V1-PRUS-4		-	↗	↗		-	-	↘	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↘
V1-PRUS-6			↘	↘											
V1-PRUS-7			↘	↘											

Par exemple, dans des conditions d'appauvrissement en nutriments phosphate et ammonium significatives, caractéristiques des périodes décembre-février 2012 et avril-juin 2012, trois des cinq colonies ont été associées à des dynamiques négatives en clade C (*i.e.* 'V1-Prus' n° 3, 4 et 7), tandis que la période suivante 5 colonies ont montrées des dynamiques positives de ce même clade. A ces mêmes périodes la dynamique du clade B a augmenté pour neuf des dix colonies, tandis que le clade A a montré des dynamiques très distinctes (e.g. perte, gain, ou dynamique opposée).

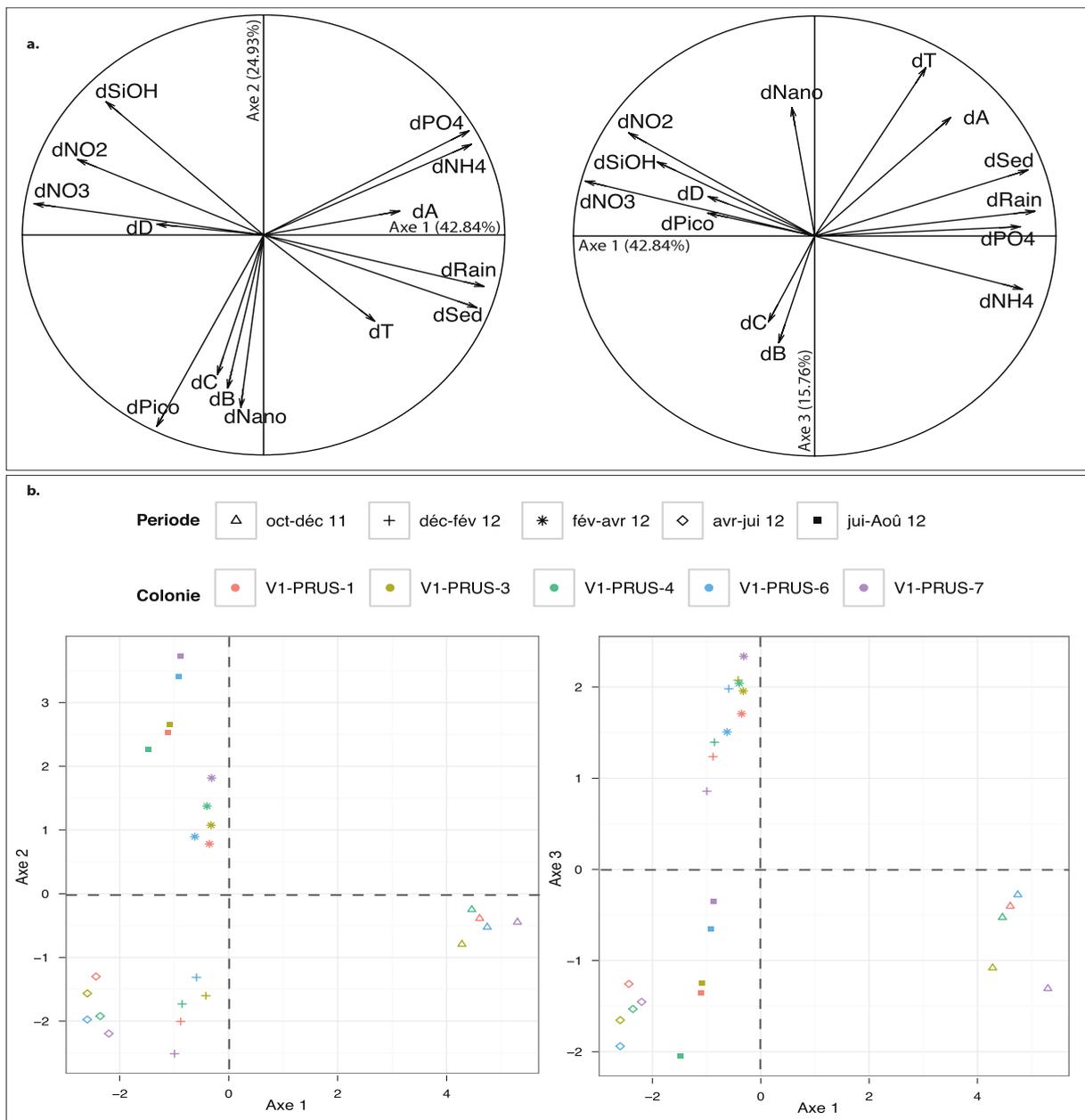


Figure 46 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales, chez *P. rus* au site 'V1', a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1-2 et 2-3.

Ainsi, la dynamique des clades décrite chez *P. rus* (III.2.3) ne montre pas de tendance générale avec un contexte environnemental particulier pour le site 'V1', si ce n'est peut-être pour le clade A dans de conditions particulières d'appauvrissement en nutriments phosphates et ammonium.

IV.3.2 Site V3

Pour le site V3 (Figure 47), les 3 premiers axes permettent de distinguer trois types de variations des conditions environnementales différentes au cours des 12 mois de suivi. L'axe 1 de l'ACP (42,44% de la variance totale), distingue très nettement la période de février-avril 2012, caractérisée par un enrichissement du milieu en nutriments phosphates, ammonium et silicates. A l'opposé de cet axe, un contexte environnemental est discriminé par une augmentation de la biomasse en phytoplancton nano-micro- et pico- confondus. Le deuxième axe de l'ACP (23,44% de la variance totale) illustre uniquement des variations corrélées de la température, des précipitations et des nutriments azotés, nitrates et nitrites. Finalement, l'axe 3 (16,10%) distingue deux types de contextes environnementaux, caractérisés par des associations de variations opposées, selon les précipitations, la sédimentation et la température, et selon les nitrates.

Les projections des colonies sont très disjointes sur l'ensemble des ces 3 axes, indiquant des variations de dynamiques des clades B et C vs. A sur l'axe 1, du clade A, sur l'axe 2, et du clade D sur l'axe 3. D'après les variations observées, en individuel chez les colonies (**Tableau 20**), aucune tendance générale n'est observée quant à la dynamique du clade majoritaire C, en fonction d'un contexte environnemental particulier. Pour le clade cryptique B, seule une période (décembre-février 2012) montre pour ce clade une dynamique positive dans des conditions significatives d'augmentation de la biomasse en nano-micro-phytoplancton et d'appauvrissement en phosphate.

Globalement, les dynamiques des clades A, B et C associés au *P. rus* du site 'V3', n'ont montré aucune réponse significative dans des contextes environnementaux particuliers, notamment en cas d'un appauvrissement significatif du milieu en nitrates et nitrites, lors de faibles précipitations. Néanmoins, la dynamique positive des *Symbiodinium* clade B dans un environnement soumis à des variations anormales, positive en nano-micro-phytoplancton et négative en phosphate concorde aux observations faites sur le site de 'V1'.

Tableau 20 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. rus* suivies à 'V1', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de octobre 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dB) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitation (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain
V3-PRUS-1	Déc-Fév 2012	↗	↘												
V3-PRUS-10		↗	↗												
V3-PRUS-3		↗	↗			↗	+	↗	↘	-	↗	↘	↗	↗	↗
V3-PRUS-7		↗	↗												
V3-PRUS-9		↗	↘												
V3-PRUS-1	Fév-Avr 2012	+	↗	↗											
V3-PRUS-10		+	↘	↘											
V3-PRUS-3		-	↘	↘		↗	-	↘	↗	↗	↗	↗	↘	↗	↘
V3-PRUS-7		↘	↘												
V3-PRUS-9		↘	↗												
V3-PRUS-1	Avr-Jui 2012	-	↘	↘	+										
V3-PRUS-10		-	↘	↗											
V3-PRUS-3		↗	↗			↘	↗	↗	↘	↘	↗	↘	-	-	-
V3-PRUS-7		↘	↗												
V3-PRUS-9		↘	↗												
V3-PRUS-1	Jui-Aou 2012	↗	↘		-										
V3-PRUS-10		↘	↘												
V3-PRUS-7		↘	↘			-	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↗	↘	↘
V3-PRUS-9		↘	↘												

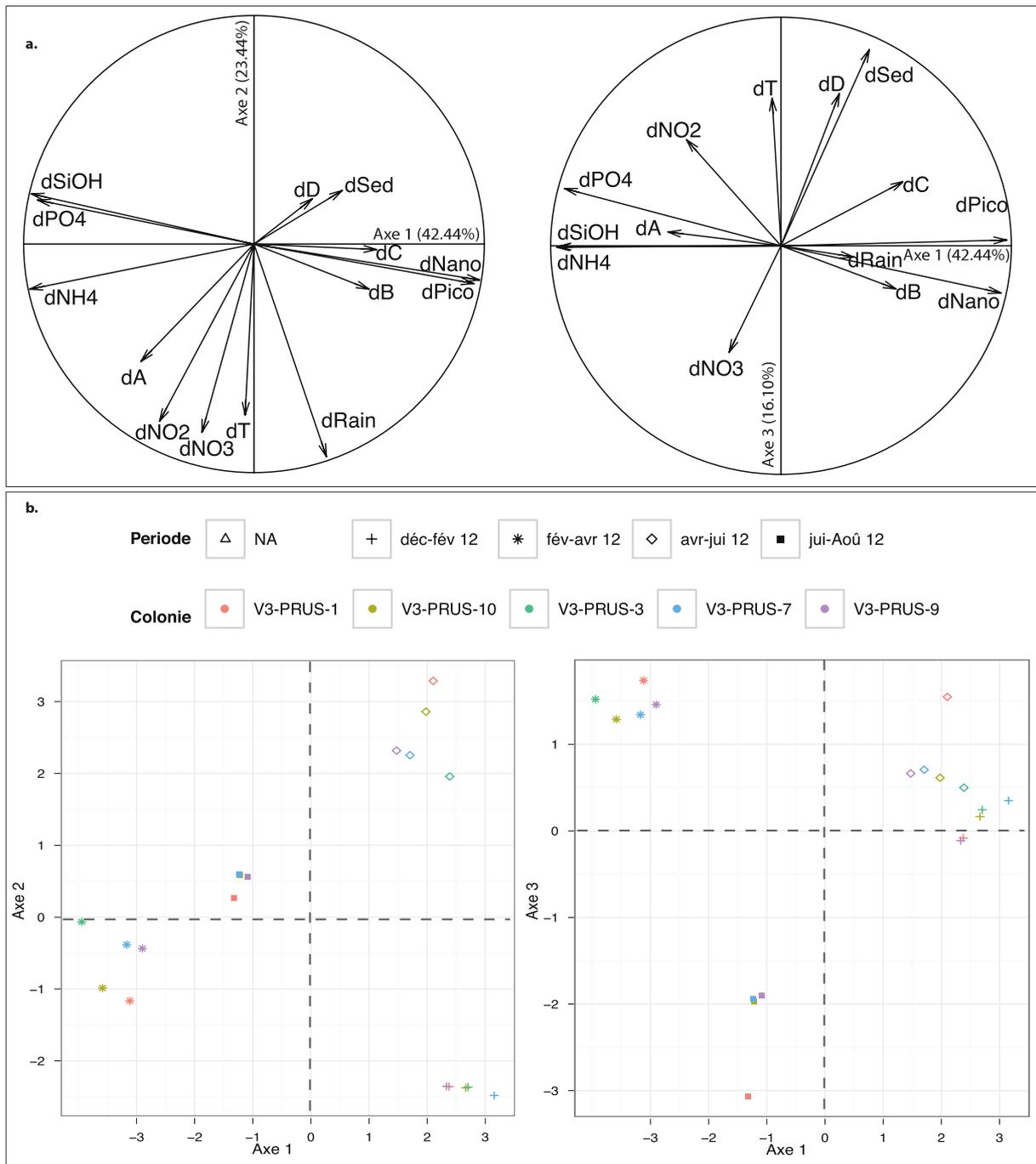


Figure 47 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales, chez *P. rus* au site V3, a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1-2 et 2-3.

IV.3.3 Site Li

Sur le site de Li (Figure 48), l'axe 1 (30,23%) distingue nettement les deux premières périodes du suivi, par des variations opposées, significatives selon le phyto-plancton dans les fractions pico et nano-micro-, simultanément, et les nutriments silicates et phosphates.

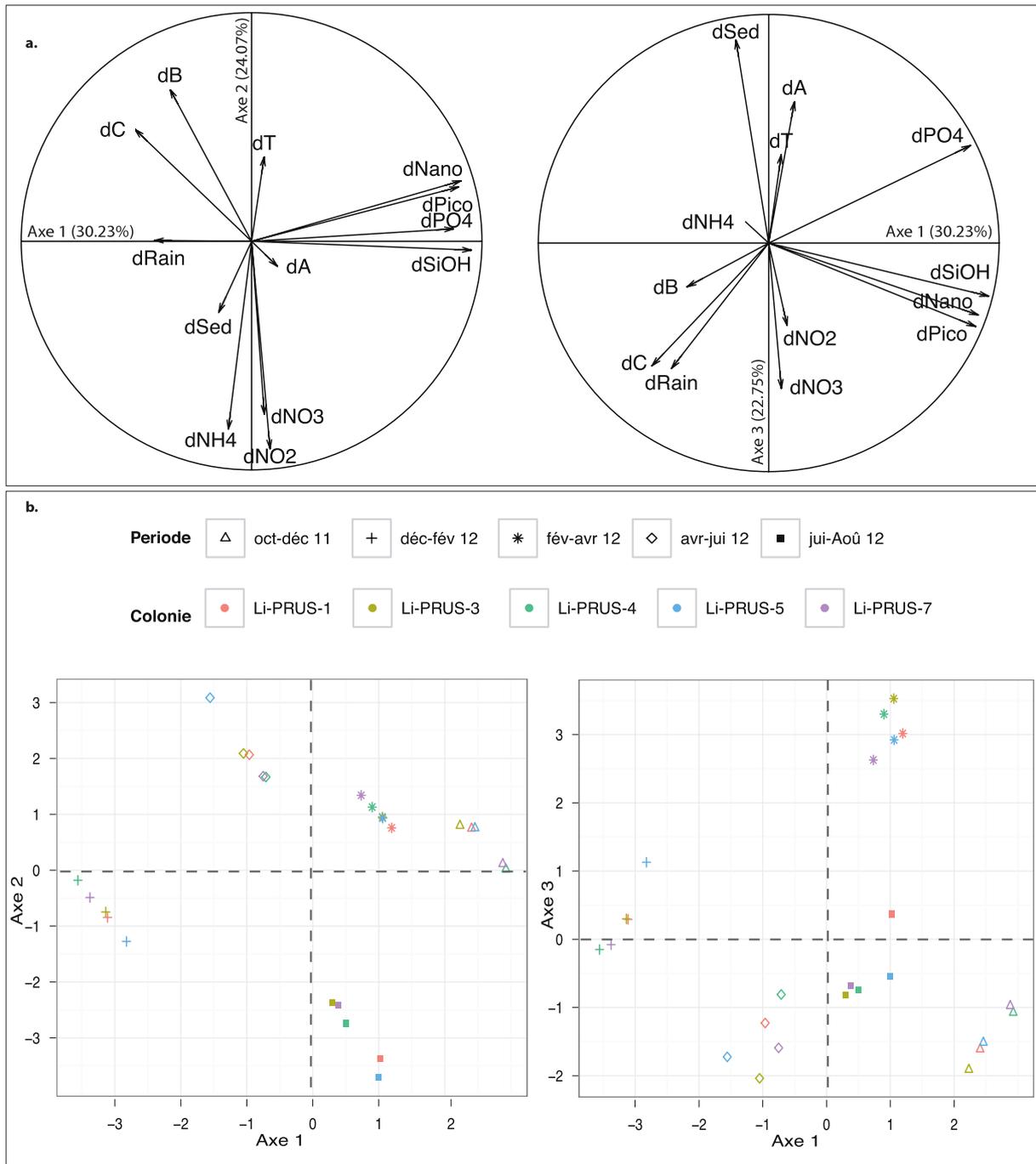


Figure 48 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales, chez *P. rus* au site 'Li', a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 1-2 et 2-3.

L'axe 2 (24,07%) caractérise un contexte environnemental variable en nutriments azotés (NH_4^+ , NO_3^{2-} , NO_2^-). Et l'axe 3 (22,75%), distingue deux types de conditions environnementales particulières, un lié à des variations de précipitations et de nitrates, et le second lié à des variations de sédimentations et de teneurs en phosphates. Comme observé précédemment, au site 'V3', les projections des colonies sont disjointes pour des mêmes péri-

Tableau 21: Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. rus* suivies à 'Li', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de octobre 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dD) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2), et précipitations (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain	
Li-PRUS-1	Oct-Déc 2011	↗	↗													
Li-PRUS-3		↘	↗													
Li-PRUS-4		↘	↘			↗	+	+	↗	↗	↘	↗	↗	↗	↗	
Li-PRUS-5		↗	↘													
Li-PRUS-7		↗	↘	↘												
Li-PRUS-1	Déc-Fév 2012	↗	↗													
Li-PRUS-3		↗	↗													
Li-PRUS-4		↗	↗			↗	-	-	↗	-	↘	↘	↘	↗	+	
Li-PRUS-5		+	↘	↘												
Li-PRUS-7		↘	↗	↗												
Li-PRUS-1	Fév-Avr 2012		↘	↘												
Li-PRUS-3		+	↘	↘												
Li-PRUS-4		+	↘	↘			↗	↗	↘	↘	+	↗	↘	-	↘	-
Li-PRUS-5		↗	↘	↘												
Li-PRUS-7		↗	↗	↘												
Li-PRUS-1	Avr-Jui 2012		↗	↗												
Li-PRUS-3		-	↗	↗												
Li-PRUS-4		↗	↗	↗			↘	↗	↗	↘	-	↘	↘	↘	↘	↘
Li-PRUS-5		↗	+	↗												
Li-PRUS-7		-	↗	↗												
Li-PRUS-1	Jui-Aou 2012	+	↘	↘												
Li-PRUS-3			↗	↗												
Li-PRUS-4		↘	↘	↘			-	↘	↘	↗	↗	↗	↗	↗	+	↘
Li-PRUS-5		↘	-	↘												
Li-PRUS-7			↗	↘												

odes, d'après le centre de gravité du nuage de points. Aussi ces disjonctions indiquent des variations de dynamiques du clade C en axe 1, des clades B et C en axe 2, et des clades A vs. C en axe 3.

Les variations des dynamiques des clades associées aux coraux, en individuel (Figure 48), ne montrent pas de tendance générale en fonction de contextes environnementaux particuliers. Seules les périodes février-avril 2012 et avril-juin 2012 (**Tableau 21**) ont montré des tendances générales de dynamique des *Symbiodinium* clade C pour les cinq colonies. Une dynamique négative a été observée, dans des conditions d'enrichissement en phosphates, associée à des acquisitions en clade A *via* l'environnement, et à l'inverse, une dynamique positive lors d'un appauvrissement de ce même nutriment.

Ainsi, la dynamique des clades décrite chez les *P. rus*, ne montre pas de tendance générale avec un contexte environnemental particulier pour le site 'Li'. Toutefois, il est intéressant de noter pour la troisième fois au cours du suivi, un lien entre l'appauvrissement significatif du milieu en phosphates et l'augmentation du clade B en parallèle pour toutes les colonies, et cela à des périodes différentes.

IV.3.4 Site Ma

Pour le site 'Ma' (Figure 49), l'axe 1 (28,30%) présente uniquement les variations correspondant à l'épisode du pic en nutriments silicates, nitrates et nitrites apparus durant l'échantillonnage du mois d'octobre 2011 (I.3.2.1). De même pour l'axe 3 (17,72%), seules les conditions environnementales y sont illustrées sans présenter d'interactions avec les *Symbiodinium*. Pour ces raisons ces deux axes ne sont pas représentés.

Le deuxième axe (21,38%) distingue très nettement les périodes décembre-février 2012 et avril-juin 2012, caractérisées par des augmentations en nitrates et en phytoplancton, appartenant aux deux fractions de tailles pico- et nano-micro-. A l'opposé les 3 autres périodes sont regroupées et caractérisées par des augmentations des teneurs en nutriments phosphates et ammonium. L'axe 4 (14,31%) représentatif de la variation thermique, distingue principalement la dernière période du suivi (juin-août 2012), où des variations négatives significatives de températures ont été enregistrées.

Tableau 22 : Tableau synthétique des deltas obtenus pour chacune des variables environnementales et des clades de *Symbiodinium* des différentes colonies de *P. rus* suivies à 'Ma', aux différentes périodes du suivi spatio-temporel de octobre 2011 à août 2012. Les flèches indiquent le sens des variations positives : non significatives (↗) et significatives (+), ou négatives non significatives (↘) ou significatives (-). Le codage correspond aux deltas des différents : clades A (dA), B (dB), C (dC), D (dD) et des différents paramètres environnementaux : température (dT), nano-micro-phytoplancton (dNano), pico- phytoplancton (dPico), ammonium (dNH4), phosphate (dPO4), sédimentation (dSed), silicate (dSiOH), nitrate (dNO3), nitrite (dNO2) et précipitations (dRain).

Colonie	Période	dA	dB	dC	dD	dT	dNano	dPico	dNH4	dPO4	dSed	dSiOH	dNO3	dNO2	dRain	
MA-PRUS-1	Oct-Déc 2011		↘	↗												
MA-PRUS-10			↗	↗												
MA-PRUS-3			↗	↗		↗	↗	↗	+	+	+	↘	-	-	+	
MA-PRUS-6				↘	↘											
MA-PRUS-8				↘	↘											
MA-PRUS-1	Déc-Fév 2012		↗	↗												
MA-PRUS-10				↘	↘											
MA-PRUS-3				↘	↗		+	↘	↘	-	-	+	↘	↘	↘	↗
MA-PRUS-6				↗	↗											
MA-PRUS-8				↗	↗											
MA-PRUS-1	Fév-Avr 2012			↘	↗											
MA-PRUS-10				↗	↗											
MA-PRUS-3				↘	↘		↗	↗	↗	↗	+	-	↗	↗	↗	↘
MA-PRUS-6			+		↘	↘										
MA-PRUS-8			+		↗	↗										
MA-PRUS-1	Avr-Jui 2012			↗	↗											
MA-PRUS-10				↗	↗											
MA-PRUS-3				↗	↗		↘	+	+	↘	↘	-	↘	↘	↘	↘
MA-PRUS-6			-		↗	↘										
MA-PRUS-8			-		↘	↘										
MA-PRUS-1	Jui-Aou 2012			↗	↘	+										
MA-PRUS-10				↘	↗											
MA-PRUS-3				↗	↘		-	-	↘	+	↘	↗	↗	↗	+	-
MA-PRUS-6				↗	↗											
MA-PRUS-8				↘	↘											

Les projections des colonies sur ces deux axes indiquent une très forte hétérogénéité, à une échelle plus importante par rapport aux autres sites. Ainsi, les disjonctions entre colonies suivies à une même période sont caractérisées par des variations de dynamiques disparates des clades A vs. B en axe 2, et des clades A et C en axe 4. Les résultats de ces dynamiques en individuel (**Tableau 22**) indiquent clairement le manque de corrélation d'un clade donné en réponse à un contexte environnemental particulier.

De manière générale, les dynamiques des clades observées sur le site 'Ma' sont les plus hétérogènes, de tout le suivi, avec des réponses aléatoires selon les colonies et les périodes. Il n'est par ailleurs pas retrouvé sur ce site le lien entre l'appauvrissement du milieu en phosphates et de l'augmentation en parallèle des *Symbiodinium* clade B.

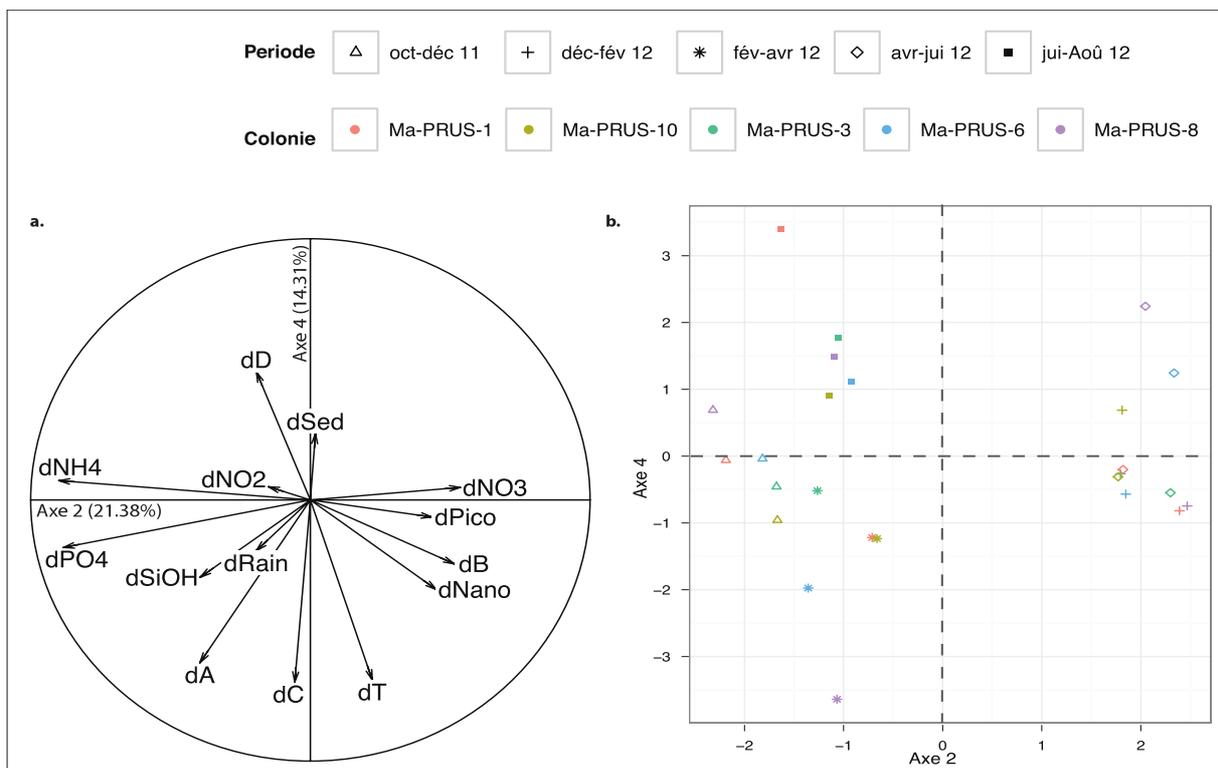


Figure 49 : Analyse en composantes principales basée sur les variations des quantités de clades de *Symbiodinium* A-D en lien avec les variations environnementales, chez *P. rus* au site 'Ma', a) cercle des corrélations des variables environnementales et clades, b) représentation de la répartition des colonies par période sur les axes 2-4.

Globalement, d'après les résultats du suivi-spatio temporel, aucun lien de dynamique de clades particuliers avec un contexte environnemental particulier n'a pu être mis en évidence, pour les trois espèces suivies.

3. Rôle des clades A et D sur la santé des *Acropora cytherea* et sur les infections de *Vibrio spp.*

V Description de la maladie corallienne

Durant le suivi spatio-temporel, l'une des trois espèces coralliennes étudiées, *A. cytherea* a été affectée par une maladie corallienne, de type plaque blanche, communément connue sous le nom de "White plague". Le symptôme macroscopique observé sur une zone très localisée, de certaines colonies tabulaires, était une lyse des tissus (Figure 50a). Un suivi de l'évolution de la maladie a permis d'observer un arrêt rapide (2 à 4 mois) de la progression de la maladie par la formation d'une excroissance calcaire violette, formant une délimitation entre la zone précédemment affectée recolonisée par du *turf* au bout d'un mois environ, et la zone saine du corail (Figure 50 b,c). Cette maladie est uniquement apparue sur l'espèce *A. cytherea* et semble également liée à l'environnement, car elle n'a été observée que sur les sites 'Li' et 'V3'. Sur les 11 colonies suivies sur ces deux récifs frangeants près de la moitié (5/11) a développé la maladie, principalement entre les mois de février et avril 2012.

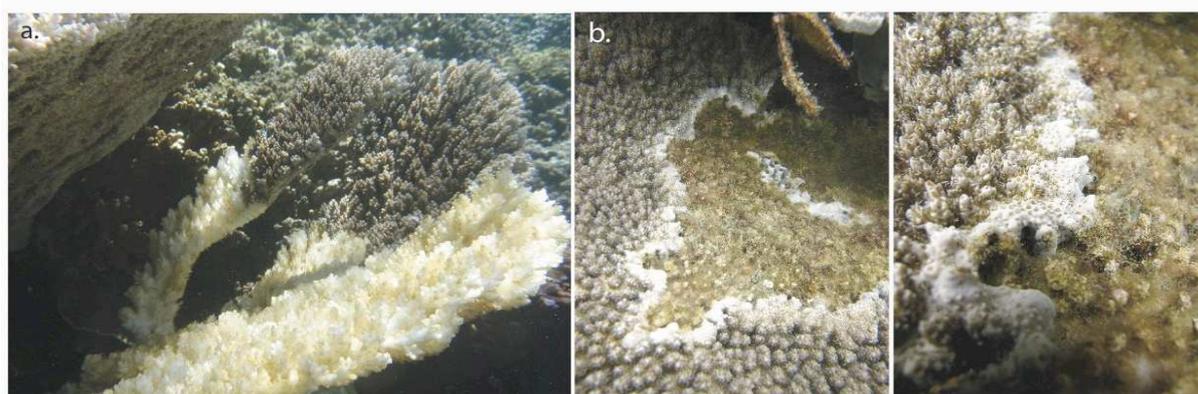


Figure 50 : Développement de la maladie corallienne sur les coraux *A. cytherea* entre février et avril 2012 : a) symptômes macroscopiques caractérisés par une lyse des tissus coralliens sur une zone localisée, b) et c) formation d'une accréation calcaire violacée qui délimite la zone affectée vite recouverte de gazon algal et la zone saine.

VI Rôle des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux dans la prédisposition à la résistance contre la maladie

Les symptômes de la maladie ont été observés pour la plupart des colonies (4/5) entre février et avril 2012, soit la période correspondant aux températures moyennes d'eau de surface les plus élevées (28.29°C et 29.16°C), avec des pics de température ayant atteint les 30°C (voir I.3.1.1, Figure 26).

De l'analyse des données, il ressort que l'augmentation de température est corrélée positivement au développement de la maladie (ANOVA: $p < 0.005$).

Dans notre étude, nous avons distingué deux groupes d'*A. cytherea* suivant l'apparition ou non de la maladie durant le suivi, à savoir les colonies « sensibles » (*i.e.* 'Li-Acyt-9', 'Li-Acyt-10', 'V3-Acyt-2', 'V3-Acyt-8' and 'V3-Acyt-1') et les colonies « résistantes » (Figure 51).

Dans le groupe de colonies identifiées comme “sensibles”, 80% étaient associées à une communauté mono-clade A lors de l'apparition des symptômes, voire avant la mort de la colonie corallienne comme dans le cas de 'V3-Acyt-1' enregistrée en août 2011. Seule la colonie 'V3-Acyt-8' était associée à une communauté multi-clades, de profil AD (Figure 51), lors de l'apparition des signes macroscopiques de la maladie. Les analyses statistiques des données montrent que la composition des communautés de *Symbiodinium* ont une incidence particulière sur la santé de l'hôte corallien, à savoir une sensibilité accrue à la maladie pour les coraux abritant uniquement des *Symbiodinium* clade A ($\chi^2=8,57$, $df=1$, $p_{\text{Monte Carlo}}=0,017$; Figure 33, Figure 51b). Au contraire, une tendance à la résistance à la maladie a été mise en avant pour les colonies abritant des communautés de *Symbiodinium* intégrant le clade D ($\chi^2=5,39$, $df=1$, $p_{\text{Monte Carlo}}=0,079$) et donc, dans le cas présent, des communautés multi-clades ($\chi^2=4,48$, $df=1$, $p_{\text{Monte Carlo}}=0,034$; Figure 51a). Néanmoins, cette observation n'est pas exclusive, puisque la colonie 'V3-Acyt-8' a montré une association stable avec une communauté symbiotique de profil AD, et cela même durant la phase de lyse des tissus coralliens enregistrée en avril 2012.

VII Rôle des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux dans la prédisposition à la résistance contre une infection bactérienne de *Vibrios*

Les bactéries du genre *Vibrio*, de la famille des Vibrionacea, étant souvent décrites comme étant des agents pathogènes courants dans les maladies coralliennes, leur présence a été testée par méthode de qPCR sur l'ensemble des échantillons d'ADN des différentes colonies de *A. cytherea* ($n=11$) et cela, sur la totalité du suivi aux sites 'Li' et 'V3' (huit périodes d'échantillonnages).

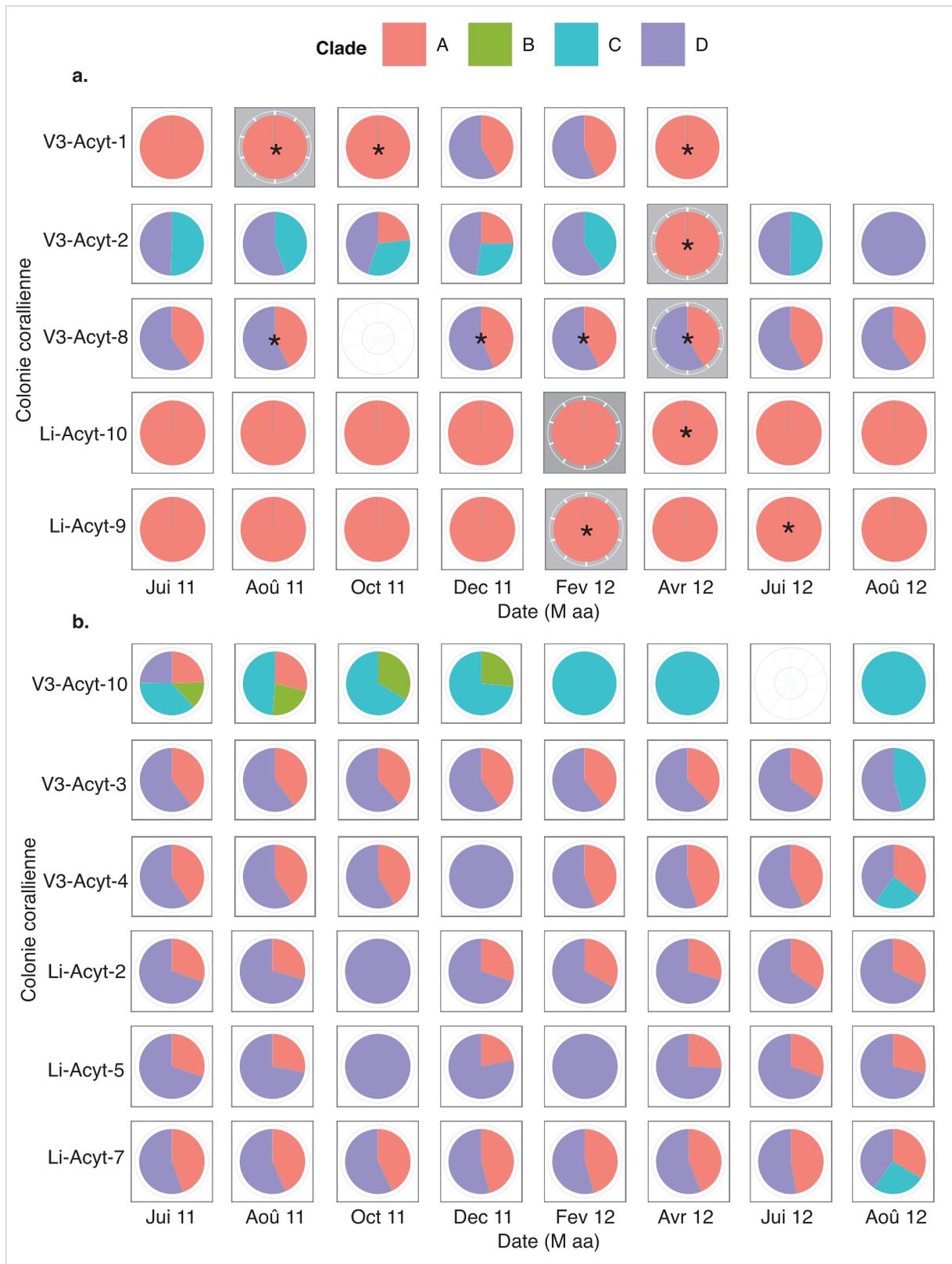


Figure 51 : Composition des communautés de *Symbiodinium* des clades A-D (copies 28S/copies 18S de polype) associés aux 11 colonies d'*A. cytherea* du suivi, a) malades et b) saines des sites Li (Linareva) et V3 (Vaiare 3) entre juillet 2011 et aout 2012. Les carrés gris indiquent les coraux malades, et les étoiles (*) les détections de *Vibrio* spp.

VII.1 Identification des *Vibrio* spp.

Les *Vibrio* spp ont été uniquement détectés dans les colonies ayant été affectées par la maladie ('Li-Acyt-9', 'Li-Acyt-10', 'V3-Acyt-1', 'V3-Acyt-2', 'V3-Acyt-8'; Figure 51). Cependant, les détections de *Vibrio* spp étaient tardives avec des valeurs de Ct (Ct :32-34) supérieures au seuil minimum de détection évalué lors des tests d'efficacités ($Ct_{\text{seuil}} = 30.96$ équivalent à 0.9 CFU). Afin de valider cette détection de *Vibrio* spp, des amplifications par PCR avec le même couple d'amorces spécifiques que celui utilisé pour la qPCR (Vibrio16S F et Vibrio16S R) ont été effectuées sur les colonies pour lesquelles la présence de *Vibrio* spp. avait été détectée. Les amplicons obtenus, de taille attendue (113 pb) ont ensuite été séquencés (MACROGEN). Après comparaison des séquences obtenues avec les banques de données (GenBank), la présence du genre *Vibrio* dans les colonies a été confirmée. L'alignement avec des séquences de références n'a par contre pas permis de préciser quelle est l'espèce des *Vibrio* détectée en qPCR.

Du fait de la similarité entre les symptômes de lyse des tissus coralliens provoqués chez les coraux par le pathogène *Vibrio coralliilyticus* et ceux observés sur les coraux de notre suivi, nous avons effectué des tests supplémentaires en qPCR, sur nos échantillons à l'aide d'amorces spécifiques de *V. coralliilyticus* (cf. Tableau 4). L'espèce *V. coralliilyticus* n'a pas été détectée dans les échantillons de notre suivi pour lesquels la présence de *Vibrio* spp. avait préalablement été observée. L'espèce présente dans les colonies tombées malades n'est donc pas, *V. coralliilyticus*.

VII.2 Infection bactérienne de *Vibrio* spp. et conditions environnementales

Une corrélation a été mise en évidence concernant la présence de *Vibrio* spp. et les colonies ayant montré des symptômes de maladie (*i.e.* 'Li-Acyt-9', 'Li-Acyt-10', 'Va-Acyt-1', 'V3-Acyt-2' et 'V3-Acyt-8' ; $\chi^2=11$, $p=0.001$), sans indiquer pour autant de lien direct de cause à effet (Figure 51). Il faut en particulier souligner pour la colonie 'Li-Acyt-10' que la présence de *Vibrio* spp. est détectée après l'apparition de la maladie. De plus, ils sont principalement apparus durant les mois les plus chauds (Figure 52). Cependant, les *Vibrio* ont également été détectés durant des périodes de températures d'eau de surface plus froides, soit en août et octobre 2011 (26.25°C and 26.51°C respectivement ; cf. **Chapitre III, partie**

I.3.1.1) pour les colonies ‘V3-Acyt-1’ et ‘V3-Acyt-8’ (Ct>30.96) sans apparition macroscopique de la maladie. L’ensemble de ces données ne permettent donc pas de mettre en évidence une corrélation entre l’augmentation de température de l’eau et la détection des *Vibrio* (ANOVA: F=0.73, p=0.39).

VII.3 Infection bactérienne de *Vibrio* spp. et communautés de *Symbiodinium*

*VII.3.1 Etude de la diversité des communautés de *Symbiodinium* associés aux coraux présentant une apparition de *Vibrio* spp.*

La composition des communautés de *Symbiodinium* a montré une forte incidence sur l’apparition des bactéries au sein des colonies d’*A. cytherea* (Figure 51). En effet, tandis que les infections par les *Vibrio* spp. n’ont pas été observées dans les associations *Symbiodinium*-corail incluant le clade D, excepté pour la colonie ‘V3-Acyt-8’, une corrélation positive a été observée pour les colonies associées à du clade A ($\chi^2=7,54$, p=0,006). Dans certains cas, un « effet répulsif » du clade D semble même avoir eu lieu, comme pour la colonie ‘V3-Acyt-1’ où une acquisition de clade D a été enregistrée en parallèle à une perte des bactéries *Vibrio* spp. dans les tissus coralliens, entre décembre et février 2011, alors qu’elle arborait une certaine stabilité en clade (monoclade A) depuis 4 mois (août à octobre 2011 ; Figure 51). La perte du clade D par cette même colonie, en avril 2012, coïncide avec la réapparition de *Vibrio* spp. (Figure 51).

*VII.3.2 Etude de la dynamique des communautés de *Symbiodinium* associés aux coraux présentant une acquisition ou une perte de *Vibrio* spp*

Afin d’identifier si des relations existent entre la présence de *Vibrio* spp. et des clades en particulier, la dynamique des bactéries entre deux périodes d’échantillonnage a été considérée comme : ‘+1’ lors d’une acquisition, ‘-1’ lors d’une perte, et de ‘0’ lorsque le corail est resté sans bactéries. La dynamique des clades a été, là encore, évaluée par différence de quantités détectées entre les périodes t_n et t_{n-1} . L’analyse ACP, montre que la dynamique du clade A apparaît positivement corrélée à la température et s’oppose à celles de la dynamique des clades B, C et D (axe 1 représentant 33,93% de la variance expliquée ; Figure 52). Indépendamment, sur le 2^{ème} axe, représentant 22,71% de la variance expliquée, on observe une corrélation positive entre la dynamique du clade D et la température, les deux

s'opposant aux dynamiques des clades A, B et C (Figure 52). Enfin, les ellipses regroupant au moins 95% des projections des différentes valeurs de chacun des événements d'infection (+1) ou de perte (-1) de *Vibrio* sur le graphe, permettent de visualiser sur l'axe 1 des interactions positives avec le clade A et au contraire négatives avec le clade D (Figure 52). La température ne semble par contre présenter aucun lien évident avec la dynamique des bactéries (Figure 52), comme déjà souligné en VII.2.

VII.3.2.1 Variation quantitative des clades lors des infections de *Vibrio* spp.

A chaque fois où il y a eu détection de *Vibrio* spp, la quantité de clade A présent dans la communauté de *Symbiodinium* associée a augmenté par rapport au point précédent, voire le clade est apparu s'il n'était pas initialement présent (*i.e.* colonie 'V3-Acyt-2' ; Figure 51). Par exemple, pour les deux colonies mono-clade A (*i.e.* 'Li-Acyt-9' et 'Li-Acyt-10'), les quantités de clade A ont été multipliées par un facteur proche de 3 aux périodes décembre-février ($9,2 \cdot 10^5$ à $1,5 \cdot 10^6$ copies 28S/copies 18S polype) et avril-juin 2012 ($8,6 \cdot 10^5$ to $3,1 \cdot 10^6$ copies 28S/copies 28S de polype) pour 'Li-Acyt-9', et par un facteur proche de 1,5 ($6,9 \cdot 10^5$ à $1,1 \cdot 10^6$ copies 28S/copies 28S de polype) durant la période février-avril 2012 pour la colonie 'Li-Acyt-10'. De plus, la colonie 'V3-Acyt-2' associée depuis le début du suivi à des communautés de profil CD ou ACD, a montré ponctuellement une communauté algale mono-clade A, après l'avoir acquis, juste au moment du développement de la maladie cumulée à l'infection bactérienne (Figure 51, avril 2012). Pour deux des colonies du site 'V3', les bactéries se sont parfois maintenues sur des périodes pouvant aller de deux (*i.e.* 'V3-Acyt-1' avec $15,06 \pm 0,58$ en unités log entre août et octobre 2011) à quatre mois (*i.e.* 'V3-Acyt-8' entre décembre et avril 2012), corrélées à une stabilité des quantités de clade A (ANOVA : $p > 0,05$ entre les quantités de clade A à ces périodes). A l'opposé, ces infections bactériennes sont corrélées à de nettes diminutions et/ou perte des *Symbiodinium* clade D (ANOVA: $F=36,94$, $p < 0,001$), comme observé au sein des colonies coralliennes 'V3-Acyt-1' en juin 2012, 'V3-Acyt-2' en avril 2012 et 'V3-Acyt-8' en décembre 2011.

VII.3.2.2 Variation quantitative des clades lors des pertes des *Vibrio* spp.

Phénomène inverse, à la suite de la perte des *Vibrio* spp., l'abondance du clade A dans les communautés de *Symbiodinium* (Figure 52) a eu tendance à diminuer de manière

importante (*i.e.* colonie ‘V3-Acyt-1’ en octobre 2011) ou modérée (*i.e.* colonies ‘Li-Acyt-9’ et ‘Li-Acyt-10’), voire à totalement disparaître (*i.e.* colonie ‘V3-Acyt-2’ en juin 2012). De plus, la disparition des *Vibrio* spp. est clairement corrélée à une augmentation du clade D. L’augmentation observée est d’un facteur 1,7 pour la colonie ‘V3-Acyt-8’ ($8,6.10^5$ à $1,5.10^6$ copies 28S/copie 18S du polype entre avril et août 2012), voire le clade D a été acquis pour deux des colonies qui n’en avaient pas au moment de l’infection microbienne, ‘V3-Acyt-1’ et ‘V3-Acyt-2’. Il est à nouveau constaté que cette détection de clade D s’effectue directement avec des quantités de copies importantes, respectivement de $1,02.10^7$ et $2,3.10^7$ copies 28S/copie 18S de polype. Par ailleurs, à la suite de la perte du clade D, de l’acquisition du clade A et de la réinfection de la colonie par *Vibrio* spp. la colonie ‘V3-Acyt-1’ est morte avant la fin du suivi (en juin 2012).

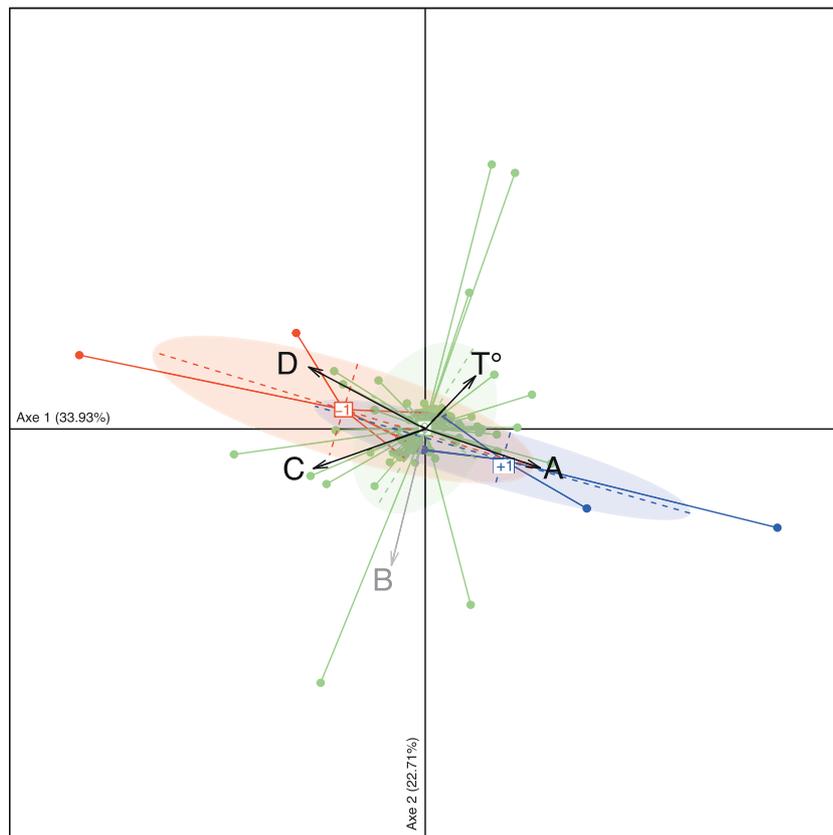


Figure 52 : Analyses en composantes principales (ACP) utilisant les deltas des quantités des *Symbiodinium* clades A-D pour estimer leur dynamique, associée aux colonies d’*A. cytherea* provenant des sites ‘Li’ et ‘V3’, où il y a eu observation du développement d’une maladie. La représentation des dynamiques des clades est faite selon la dynamique des *Vibrio* spp. : (+1’ en bleu), ou d’une perte (-1’ en rouge) ou d’un état stable sans *Vibrio* spp. (‘0).

VIII Bilan

Durant le suivi, les colonies coralliennes associées à des communautés mono-clade A ont montré une prédisposition à développer la maladie, tandis qu'à l'inverse les communautés intégrant du clade D ont montré une meilleure résistance. Une même tendance a été observée face aux infections de *Vibrio* spp., y intégrant pour ce cas précis une dynamique du clade A en corrélation positive avec les *Vibrio* spp.

Chapitre IV : *Effet d'un gradient de pCO₂ sur la physiologie de 4 espèces de coraux et sur la dynamique des clades de Symbiodinium qui leurs sont associés*

Tandis que la plupart des stress environnementaux, décrits comme étant menaçants pour les coraux (e.g. sédimentation, élévation de température des eaux de surface, luminosité), peuvent être retrouvés dans des gammes variables en fréquence et en intensité dans le milieu naturel, il est difficile de pouvoir tester le stress dû à des variations de la pression partielle en dioxyde de carbone ($p\text{CO}_2$) *in vivo*. Aussi, l'étude des réponses occasionées par ce phénomène, modifiant la chimie des océans à travers le cycle du carbone, sur les organismes marins et notamment sur les bio-calcifificateurs, reste encore faiblement explorée. Plus particulièrement, très peu de connaissances sont actuellement disponibles pour comprendre le devenir des coraux face à un tel changement environnemental, notamment sur leur association avec les algues dinoflagellées du genre *Symbiodinium*. Pourtant celles-ci subviennent largement au métabolisme de l'hôte par transfert des produits carbonés issus de la photosynthèse. Aussi, par modification de la disponibilité des substrats carbonés (CO_2 et HCO_3^-), la productivité des *Symbiodinium* pourrait être modifiée et/ou limitée et dépendre des capacités physiologiques d'un ou de plusieurs clades concernés. Certains clades pourraient être plus tolérants et donc plus compétitifs dans des conditions de $p\text{CO}_2$ particulières, ceci se traduisant par des modifications dans les associations symbiotiques corail-algues naturellement trouvées.

Ce chapitre a donc pour but d'étudier les effets de l'augmentation de la pression partielle en CO_2 sur la symbiose corail-algue. Pour cela une étude *ex situ* en circuit ouvert de l'évolution de la composition des communautés de *Symbiodinium* (clades A à F) et de la physiologie de l'holobionte (*i.e.* efficacité photosynthétique, teneurs en chlorophylles *a* et *c₂*, densités de *Symbiodinium*) dans des conditions contrôlées a été menée. Quatre espèces de coraux, décrites comme ayant différentes sensibilités (résistantes *vs.* sensibles aux stress) et flexibilités (spécialistes *vs.* généralistes) ont été incubées à diverses $p\text{CO}_2$, selon un gradient réel obtenu de 263 ppm à 2115 ppm (cf. théorique de 280 à 2300 ppm). Il s'agit des espèces *P. damicornis* et *A. pulchra*, décrites comme étant sensibles et flexibles ; *P. cactus*, décrite comme étant résistante et flexible et *P. rus*, décrite comme étant résistante et spécialiste. Six concentrations ont été retenues, correspondant à une condition de contrôle à 390 ppm (valeur actuelle), une condition pré-industrielle à 280 ppm, trois conditions prévisionnelles d'augmentation de la $p\text{CO}_2$ d'ici 2100 (scénarios de l'IPCC), 550 ppm (scénario de faible augmentation), 750 ppm (scénario d'augmentation modérée), 1050 ppm (scénario de forte augmentation) et une condition extrême, correspondant au seuil biologique d'arrêt de biosynthèse d'aragonite à 2300 ppm. Pour chacune des espèces coralliennes, deux séries d'expériences de 2 semaines d'incubation, servant de duplicat technique, ont été effectuées,

chacune incluant 6 boutures provenant de 6 colonies mères différentes soit 36 boutures par série, et donc 72 boutures au total pour chacune des espèces coralliennes (c.f. **chapitre II, partie IV2 ; Tableau 15**). Pour l'analyse de la composition des communautés de *Symbiodinium*, les boutures de trois colonies ont été testées par qPCR tandis que pour l'analyse physiologique, l'ensemble des boutures a été analysé. Ainsi, les espèces *A. pulchra* et *P. rus* ont été testées dans les séries d'expériences 1 (S1) et 2 (S2), tandis que les espèces *P. damicornis* et *P. cactus* ont été testées dans les séries 3 (S3) et 4 (S4).

I Conditions physiques et chimiques de l'eau des mésocosmes

Avant de pouvoir étudier l'effet de la $p\text{CO}_2$ sur la réponse des associations corail-*Symbiodinium*, il a été nécessaire de vérifier les conditions expérimentales réelles obtenues durant les différentes séries d'expériences (voir **Chapitre II partie IV-2**). Pour cela, quatre paramètres décrivant les propriétés physico-chimiques de l'eau de mer des différents mésocosmes ($n=12$) ont été mesurées tout au long des séries d'expériences, à savoir le pH (pH), l'alcalinité totale (A_T), la salinité (S) et la température (T). Les concentrations en dioxyde de carbone ($p\text{CO}_2$) et en carbone inorganique dissous (C_T), ainsi que les taux de saturation en aragonite (Ω_{arag}) et en calcite (Ω_{cal}) ont été estimés à partir de ces paramètres. Les résultats, rassemblés dans le Tableau 23, indiquent que les valeurs moyennes de $p\text{CO}_2$, estimées dans les différents mésocosmes, ont présenté un décalage avec celles prévues initialement, conditionnant les valeurs des paramètres dépendants de cette pression partielle (C_T , Ω_{arag} et Ω_{cal}). Les conditions de $p\text{CO}_2$, prévues à 280 et 550 ppm, présentent des valeurs moyennes plus faibles d'environ -20 ppm dans les 2 séries d'expérience. Les conditions à 380 ppm et 800 ppm ont montrées des décalages contrastés de faible ampleur, avec des valeurs obtenues à 411 ppm (+21) et 389 ppm (-1) et à 742 ppm (-8) et 758 ppm (+8) respectivement. Pour les conditions les plus élevées du gradient, 1050 ppm et 2300 ppm, un écart plus important entre les valeurs obtenues et les valeurs cibles en fonction des séries a été observé, avec des valeurs enregistrées à 1021 ppm (-29) et 1018 ppm (-32) pour la première condition et 2087 (-213) et 2141 ppm (-169) pour la seconde. Les variations des valeurs de $p\text{CO}_2$ mesurées au cours des expériences s'échelonnent quant à elles de +/- 4 à +/-37 ppm par mésocosme, les plus importantes correspondant aux conditions de $p\text{CO}_2$ les plus élevées. De tels écarts n'ont pas été retrouvés dans les variations des saturation en carbonate de calcium, aragonite et calcite ($\Delta\Omega_{\text{arag}}$ entre 0,02 et 0,04 ; $\Delta\Omega_{\text{calc}}$ entre 0,03 et 0,06). Au delà du décalage entre les valeurs cibles et les valeurs effectives, aucune différence significative (ANOVA 1

facteur) de l'ensemble des paramètres physico-chimiques n'a pu être mise en évidence entre 2 séries d'expérience. Ainsi, le gradient effectif de pCO₂, imposé aux coraux, s'est constitué d'une condition de contrôle Pc à 400 ppm, d'une condition sous la valeur contrôle, P0, à 263 ppm et de 4 conditions supérieures au contrôle, P1 (531 ppm), P2 (750 ppm), P3 (1020 ppm) et P4 (2115 ppm).

Tableau 23 : Paramètres physico-chimiques de l'eau de mer enregistrés ou estimés par série d'expériences. Les valeurs de chaque mésocosme, obtenues sur les quatre séries d'expérimentations (2 mésocosmes attirés par condition) ont été cumulées. Les paramètres sont les concentrations en carbone inorganique dissous (C_T), la pression partielle de CO₂ (pCO₂), les taux de saturation en aragonite (Ω_{arag}) et calcite (Ω_{calc}), le pH (pH), l'alcalinité (A_T), la salinité (S) et la température (T). Les paramètres sont décrits par leurs moyennes \pm erreur standard au seuil de 5%.

Mésocosme pCO ₂ théoriques	pH _T	A _T ($\mu\text{mol.kg}^{-1}$)	C _T ($\mu\text{mol.kg}^{-1}$)	pCO ₂ (ppm)	Ω_{arag}	Ω_{calc}	T (°C)	S
280-1	8.184 \pm 0.005	2312 \pm 3	1871 \pm 5	265 \pm 4	4.58 \pm 0.02	6.89 \pm 0.06	27.2 \pm 0.04	36.4 \pm 0
280-2	8.188 \pm 0.006	2292 \pm 4	1868 \pm 5	262 \pm 5	4.61 \pm 0.03	6.94 \pm 0.06	27.3 \pm 0.06	36.4 \pm 0
380-1	8.035 \pm 0.004	2291 \pm 2	1989 \pm 4	411 \pm 4	3.61 \pm 0.04	5.44 \pm 0.04	27.2 \pm 0.05	36.3 \pm 0
380-2	8.052 \pm 0.004	2291 \pm 2	1961 \pm 4	389 \pm 4	3.68 \pm 0.04	5.55 \pm 0.04	27.3 \pm 0.05	36.3 \pm 0
550-1	7.938 \pm 0.005	2281 \pm 5	2018 \pm 5	537 \pm 8	3.00 \pm 0.03	4.51 \pm 0.04	27.2 \pm 0.06	36.3 \pm 0
550-2	7.946 \pm 0.005	2287 \pm 3	2018 \pm 4	526 \pm 8	3.05 \pm 0.03	4.59 \pm 0.04	27.3 \pm 0.04	36.2 \pm 0
800-1	7.817 \pm 0.006	2261 \pm 8	2061 \pm 8	742 \pm 14	2.37 \pm 0.03	3.57 \pm 0.04	27.2 \pm 0.07	36.3 \pm 0
800-2	7.809 \pm 0.006	2260 \pm 6	2064 \pm 6	758 \pm 14	2.33 \pm 0.03	3.51 \pm 0.04	27.2 \pm 0.04	36.3 \pm 0
1050-1	7.703 \pm 0.008	2294 \pm 3	2143 \pm 4	1021 \pm 22	1.94 \pm 0.03	2.91 \pm 0.05	27.1 \pm 0.03	36.1 \pm 0
1050-2	7.701 \pm 0.008	2279 \pm 4	2130 \pm 5	1018 \pm 20	1.91 \pm 0.03	2.88 \pm 0.04	27.2 \pm 0.06	36.2 \pm 0
2300-1	7.418 \pm 0.008	2286 \pm 8	2243 \pm 8	2087 \pm 37	1.07 \pm 0.02	1.61 \pm 0.03	27.2 \pm 0.02	36.3 \pm 0
2300-2	7.407 \pm 0.007	2290 \pm 3	2251 \pm 4	2141 \pm 34	1.05 \pm 0.02	1.57 \pm 0.03	27.3 \pm 0.05	36.4 \pm 0

II Performance des activités photosynthétiques chez les 4 espèces de coraux

Un premier caractère physiologique de l'holobionte, sujet à de possibles modulations en fonction des conditions de pCO₂, concerne les capacités photosynthétiques des *Symbiodinium*. Elles sont estimées par des mesures de la fluorescence chlorophyllienne émise spécifiquement par le PSII, par la méthode de PAM-fluorométrie (voir méthode **Chapitre II , partie IV**). Cette méthode permet d'estimer les teneurs en chlorophylles *a* (F0), extrapolée en quantité de *Symbiodinium* en considérant que la quantité de chlorophylle *a* est la même par individu. Elle permet de déterminer l'efficacité photosynthétique maximale (Fv/Fm) et effective (Fv'/Fm') de nuit et de jour respectivement, avant l'incubation au gradient de pCO₂ (T1) et après 2 semaines (T2). Cette première phase T1, où les coraux étaient acclimatés dans

des conditions identiques, permet de comparer les propriétés physiologiques initiales des espèces coralliennes dans des conditions proches de celles retrouvées en milieu naturel.

II.1 Fluorescence de base (F0) en phase T1

Les coraux appartenant à l'espèce *Pavona cactus* ont été caractérisés par des valeurs de F0 moyennes comprises entre 128 et 1173 (Figure 53a), non significativement distinctes à la fois entre les différentes phases d'éclairément jour/nuit (ANOVA : $p=0.48$; Tableau 25, entre les séries d'expériences (Sx (regroupe les deux séries d'une même espèce), $p>0,05$; Tableau 25) et entre les colonies (Sx.colonie). De plus, les valeurs de F0 entre colonies ne diffèrent pas, illustrant une homogénéité à l'échelle de l'espèce (Tableau 25).

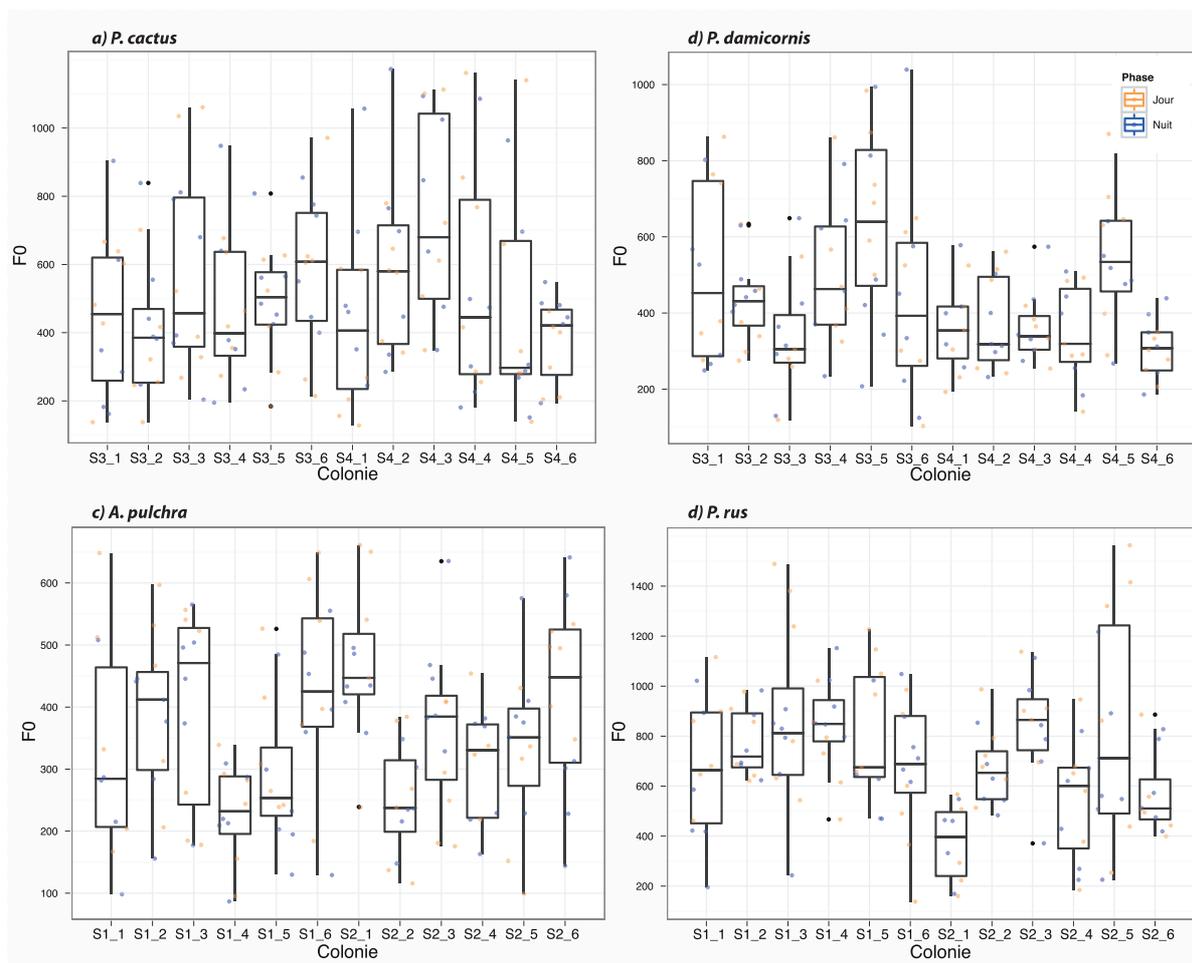


Figure 53 : Fluorescences de base enregistrées à T1 de jour et de nuit chez les différentes boutures appartenant aux quatre espèces coralliennes : a) *P. cactus*, b) *P. damicornis*, c) *A. pulchra* et d) *P. rus*.

Pour l'espèce *P. damicornis*, aucune différence significative (ANOVA : $p=0,45$; Tableau 24) des mesures de F0 entre le jour et la nuit n'a été détectée pour chacune des colonies (Figure 53b). Par contre, une différence significative a été constatée entre les valeurs de F0 des différentes colonies (Figure 24 ; $p<0.05$), ainsi qu'entre les deux séries d'expériences (ANOVA : $p<0,008$). Les colonies 'S3-5' et 'S4-5' présentant les plus fortes valeurs F0 moyennes ($566,2\pm 120,9$ et $509,7\pm 82,4$ respectivement) se distinguent des trois colonies présentant les plus faibles valeurs de F0, 'S3-3' ($335,0\pm 90,1$), 'S3-6' ($379,2\pm 109,8$) et 'S4-6' ($303,9\pm 42,7$).

Tableau 24 : Résultats d'ANOVA pour la variabilité des fluorescences de bases (F0) des différentes espèces de coraux à T1, selon 3 facteurs fixes : la série d'expérience (Série), la période de la journée jour/nuit (Eclairement) et les colonies mères (Colonie)

Espece	Facteur	df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
<i>Pavona cactus</i>	Serie	1	23665	23665	0.3492	0.556
	Eclairement	1	23665	34782	0.5133	0.475
	Colonie	10	1265851	126585	1.8681	0.056
	Serie x Eclairement	1	312	312	0.0046	0.946
	Eclairement x Colonie	10	376260	37626	0.5553	0.847
<i>Acropora pulchra</i>	Serie	1	6178	6178	0.3601	0.550
	Eclairement	1	8068	8068	0.4702	0.494
	Colonie	10	682832	68283	3.9795	<0.001***
	Serie x Eclairement	1	23394	23394	1.3634	0.245
	Eclairement x Colonie	10	200167	20017	1.1665	0.321
<i>Pocillopora damicornis</i>	Serie	1	104170	104170	3.6377	0.05896
	Eclairement	1	7696	7696	0.2688	0.60516
	Colonie	10	787325	78733	2.7494	0.00447**
	Serie x Eclairement	1	17456	17456	0.6096	0.43654
	Eclairement x Colonie	10	351711	35171	1.2282	0.28038
<i>Porites rus</i>	Serie	1	250994	250994	3.7952	0.054
	Eclairement	1	220040	220040	3.3271	0.07091
	Colonie	10	1283454	142606	2.1563	0.03067*
	Serie x Eclairement	1	12222	12222	0.1848	0.66813
	Eclairement x Colonie	10	986711	109635	1.6577	0.10817

A moindre échelle, *A. pulchra* a été caractérisée par de faibles valeurs de F0 (Tableau 24), de valeur moyenne globale à 350 ± 145 (Tableau 25), sans différence significative selon les phases d'éclairement jour/nuit (ANOVA : $p>0.05$). Deux des colonies ont montré de plus fortes valeurs moyennes de F0, 'S1-6' et 'S2-1' à $421,7\pm 192,6$ et $468,5\pm 68,7$ respectivement, se distinguant significativement des colonies ayant été enregistrées avec de plus faibles valeurs de F0, 'S1-4' et 'S2-2' équivalentes à $227,7\pm 46,2$ et $250,7\pm 51,2$ respectivement.

La dernière espèce *P. rus*, indique, comme pour les autres espèces coralliennes, aucune différenciation significative dans les valeurs moyennes de F0 entre le jour et la nuit (ANOVA : $p=0,12$; Figure 53d).

Tableau 25 : Valeurs moyennes (m et erreur standard à la moyenne ESM) des fluorescences de base (F0, jour et nuit cumulé), des performances photosynthétiques de nuit (Fv/Fm) et de jour (Fv'/Fm') des différentes colonies mères des quatre espèces de coraux à T1.

Espèce	Espèce	F0		Jour Fv'/Fm'		Nuit Fv/Fm	
		m	ESM	m	ESM	m	ESM
<i>P. cactus</i>	PCAC_S3_1	454.17	135.51	0.55	0.10	0.71	0.07
	PCAC_S3_2	411.00	114.55	0.44	0.11	0.67	0.03
	PCAC_S3_3	587.45	172.69	0.60	0.06	0.73	0.03
	PCAC_S3_4	464.17	124.88	0.57	0.07	0.72	0.05
	PCAC_S3_5	451.30	75.18	0.50	0.05	0.70	0.02
	PCAC_S3_6	571.18	131.89	0.49	0.09	0.68	0.04
	PCAC_S4_1	434.58	152.56	0.66	0.09	0.67	0.06
	PCAC_S4_2	583.83	143.39	0.55	0.05	0.65	0.07
	PCAC_S4_3	736.00	165.78	0.67	0.10	0.67	0.02
	PCAC_S4_4	542.42	193.60	0.62	0.09	0.70	0.09
	PCAC_S4_5	476.36	191.25	0.60	0.09	0.74	0.06
	PCAC_S4_6	380.92	69.54	0.62	0.12	0.73	0.05
<i>P. damicornis</i>	PDAM_S3_1	505.83	132.79	0.46	0.05	0.60	0.06
	PDAM_S3_2	435.67	63.88	0.46	0.12	0.62	0.03
	PDAM_S3_3	335.00	90.10	0.49	0.10	0.62	0.08
	PDAM_S3_4	509.75	107.95	0.48	0.10	0.69	0.03
	PDAM_S3_5	566.20	120.90	0.45	0.08	0.60	0.04
	PDAM_S3_6	379.18	109.80	0.45	0.05	0.64	0.08
	PDAM_S4_1	402.08	100.11	0.48	0.07	0.49	0.03
	PDAM_S4_2	415.17	102.82	0.49	0.04	0.59	0.06
	PDAM_S4_3	359.92	49.01	0.46	0.09	0.60	0.04
	PDAM_S4_4	381.17	97.46	0.68	0.06	0.67	0.04
	PDAM_S4_5	509.64	82.42	0.39	0.07	0.62	0.09
	PDAM_S4_6	303.92	42.70	0.53	0.07	0.61	0.04
<i>A. pulchra</i>	APUL_S1_1	330.11	105.34	0.55	0.05	0.72	0.06
	APUL_S1_2	384.64	76.08	0.57	0.05	0.68	0.05
	APUL_S1_3	420.27	84.54	0.62	0.06	0.70	0.03
	APUL_S1_4	227.67	46.15	0.60	0.08	0.71	0.05
	APUL_S1_5	300.00	70.93	0.61	0.05	0.75	0.07
	APUL_S1_6	421.73	92.62	0.63	0.05	0.69	0.02
	APUL_S2_1	468.45	68.75	0.60	0.04	0.67	0.03
	APUL_S2_2	250.67	51.15	0.55	0.06	0.69	0.04
	APUL_S2_3	354.18	74.22	0.57	0.05	0.69	0.01
	APUL_S2_4	306.90	53.00	0.70	0.10	0.73	0.06
	APUL_S2_5	332.82	75.38	0.66	0.09	0.71	0.04
	APUL_S2_6	417.08	85.85	0.58	0.03	0.72	0.05
<i>P. rus</i>	PRUS_S1_1	683.42	158.09	0.63	0.04	0.66	0.03
	PRUS_S1_2	775.75	77.91	0.48	0.09	0.58	0.05
	PRUS_S1_3	861.67	201.98	0.54	0.06	0.61	0.03
	PRUS_S1_4	839.58	104.65	0.55	0.08	0.64	0.03
	PRUS_S1_5	781.30	149.19	0.62	0.04	0.68	0.03
	PRUS_S1_6	678.75	148.34	0.71	0.11	0.67	0.06
	PRUS_S2_1	372.40	88.42	0.71	0.06	0.75	0.07
	PRUS_S2_2	672.25	84.53	0.62	0.07	0.70	0.03
	PRUS_S2_3	861.40	123.88	0.63	0.08	0.67	0.03
	PRUS_S2_4	538.08	136.32	0.74	0.06	0.70	0.03
	PRUS_S2_5	749.70	264.68	0.66	0.07	0.75	0.05
	PRUS_S2_6	579.45	98.02	0.66	0.09	0.68	0.04

En revanche une variation inter-colonie (Tableau 25) significative (Tableau 26) a été détectée, due aux valeurs de F0 très faibles enregistrées pour les boutures de la colonie 'S2-1' ($372,4 \pm 88,4$, distincte d'un facteur 2 par rapport à la moyenne générale obtenue chez les autres colonies égale à $729,2 \pm 140,7$). Si cette colonie, dont les valeurs de F0 semblent particulièrement faibles est retirée de l'analyse alors aucune différenciation significative entre les différentes colonies n'est détectée (ANOVA : $df=9$, $F=1.78$, $p=0,08$).

En conclusion, pour les 4 espèces étudiées, aucune différence entre les valeurs moyennes de F0 entre le jour et la nuit n'a été détectée. Par contre, hormis l'espèce *P. cactus*, pour chacune des trois autres espèces, *P. damicornis*, *A. pulchra* et *P. rus*, une variation de la F0 inter-colonie, à plus ou moins grande échelle, a été observée.

Globalement, en intégrant dans l'analyse cette variation inter-colonie identifiée pour toutes les espèces, exceptée pour *P. cactus*, il a également été mis en évidence une variation inter-spécifique entre les fluorescences de base enregistrées pour les différentes espèces de coraux (ANOVA avec prise en compte d'une variation due à l'effet colonie : $df=3$, $F=24.209$, $p<0.001$). En effet, les valeurs de F0 enregistrées en fin de phase d'acclimatation (T1) indiquent par ordre croissant des valeurs moyennes de F0 de 350,0 chez *A. pulchra*, de 428,9 chez *P. damicornis*, de 510,2 chez *P. cactus*, et de 709,1 pour *P. rus*, ces deux dernières se différenciant des autres espèces (Figure 54a).

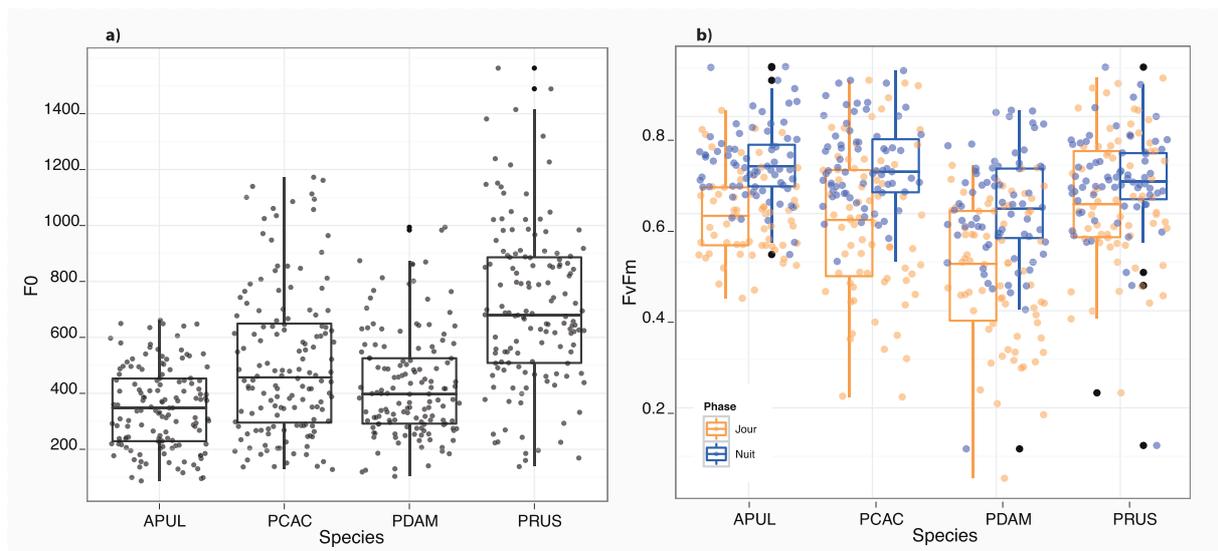


Figure 54 : Représentation en boîte à moustache des données des fluorescences de bases F0 (a) et des efficacités photosynthétiques maximales (F_v/F_m) de nuit et effectives (F_v'/F_m') de jour (b) entre les quatre espèces coralliennes *A. pulchra* (APUL), *P. cactus* (PCAC), *P. damicornis* (PDAM) et *P. rus* (PRUS).

II.2 Performance photosynthétique évaluée par les rapport Fv/Fm et Fv'/Fm' en phase T1

Pour chacune des quatre espèces coralliennes suivies, les efficacités photosynthétiques maximales (Fv/Fm) enregistrées de nuit ont été significativement plus importantes que les efficacités photosynthétiques effectives (Fv'/Fm') enregistrées de jour (Figure 54 ;Tableau 25)

L'espèce *P. cactus* n'a pas montré de variations intra-spécifique (Tableau 26) au niveau des efficacités photosynthétiques, mais une interaction significative entre les séries et l'éclairement (Tableau 26). Cette interaction résulte de la faible valeur moyenne de Fv'/Fm' obtenue (Tableau 25) de jour en S3 (0,52±0,08) par rapport aux trois autres valeurs de Fv/Fm (nuit) de S3 (0,70±0,04) et S4 (0,70±0,06), ainsi qu'avec la valeur moyenne de Fv'/Fm' obtenue de jour également en S4 (0,63±0,09).

Tableau 26 : Résultats d'ANOVA pour la variabilité des performances photosynthétiques de nuit (Fv/Fm) et de jour (Fv'/Fm') des différentes espèces de coraux à T1, selon 3 facteurs fixes : la série d'expérience (Série), la période de la journée jour/nuit (Eclairement) et les colonies mères (Colonie)

Espece	Facteur	df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
<i>Pavona cactus</i>	Serie	1	0,1004	0,1004	6,9654	0,009**
	Eclairement	1	0,5439	0,5439	37,7355	0,000**
	Colonie	10	0,18118	0,01812	1,257	0,263
	Serie x Eclairement	1	0,10155	0,10155	7,0453	0,009**
	Eclairement x Colonie	10	0,07727	0,00773	0,5361	0,862
<i>Acropora pulchra</i>	Serie	1	0,00578	0,00578	0,796	0,3742
	Eclairement	1	0,40695	0,40695	56,0169	<0,001***
	Colonie	10	0,05915	0,00592	0,8142	0,6155
	Serie x Eclairement	1	0,00081	0,00081	0,1116	0,7389
	Eclairement x Colonie	10	0,03616	0,00362	0,4977	0,8884
<i>Pocillopora damicornis</i>	Serie	1	0,00233	0,00233	0,1752	0,67629
	Eclairement	1	0,55972	0,55972	42,0861	<0,001***
	Colonie	10	0,23692	0,02369	1,7814	0,07161
	Serie x Eclairement	1	0,02576	0,02576	1,9367	0,16671
	Eclairement x Colonie	10	0,13165	0,01317	0,9899	0,4563
<i>Porites rus</i>	Serie	1	0,17278	0,17278	17,9056	<0,001***
	Eclairement	1	0,05507	0,055074	5,7076	0,019*
	Colonie	10	0,15724	0,015724	1,6296	0,10686
	Serie x Eclairement	1	0,00034	0,000339	0,0351	0,85173
	Eclairement x Colonie	10	0,04756	0,004756	0,4929	0,89167

Pour *P. damicornis* les efficacités photosynthétiques (Tableau 25) comprises entre 0,39 et 0,68 de jour et entre 0,40 et 0,81 de nuit (Figure 55b), présentent une différence significative selon la phase d'éclairement (ANOVA : F=42,08, p<0,001). En revanche aucune différence significative des valeurs d'efficacité photosynthétique n'a été détectée à l'échelle intra-spécifique ni entre les séries d'expérimentations (Tableau 26).

Les mêmes observations ont été effectuées pour l'espèce *A. pulchra*, c'est à dire une différenciation significative des efficacités photosynthétiques entre le jour et la nuit (Tableau 26), comprises respectivement dans des gammes de 0,55-0,70 et 0,67-0,75. Ces valeurs de Fv/Fm ou de Fv'/Fm' n'ont en revanche pas montré de différence ni entre les colonies coralliennes, ni entre les deux séries d'expérimentation (Tableau 26).

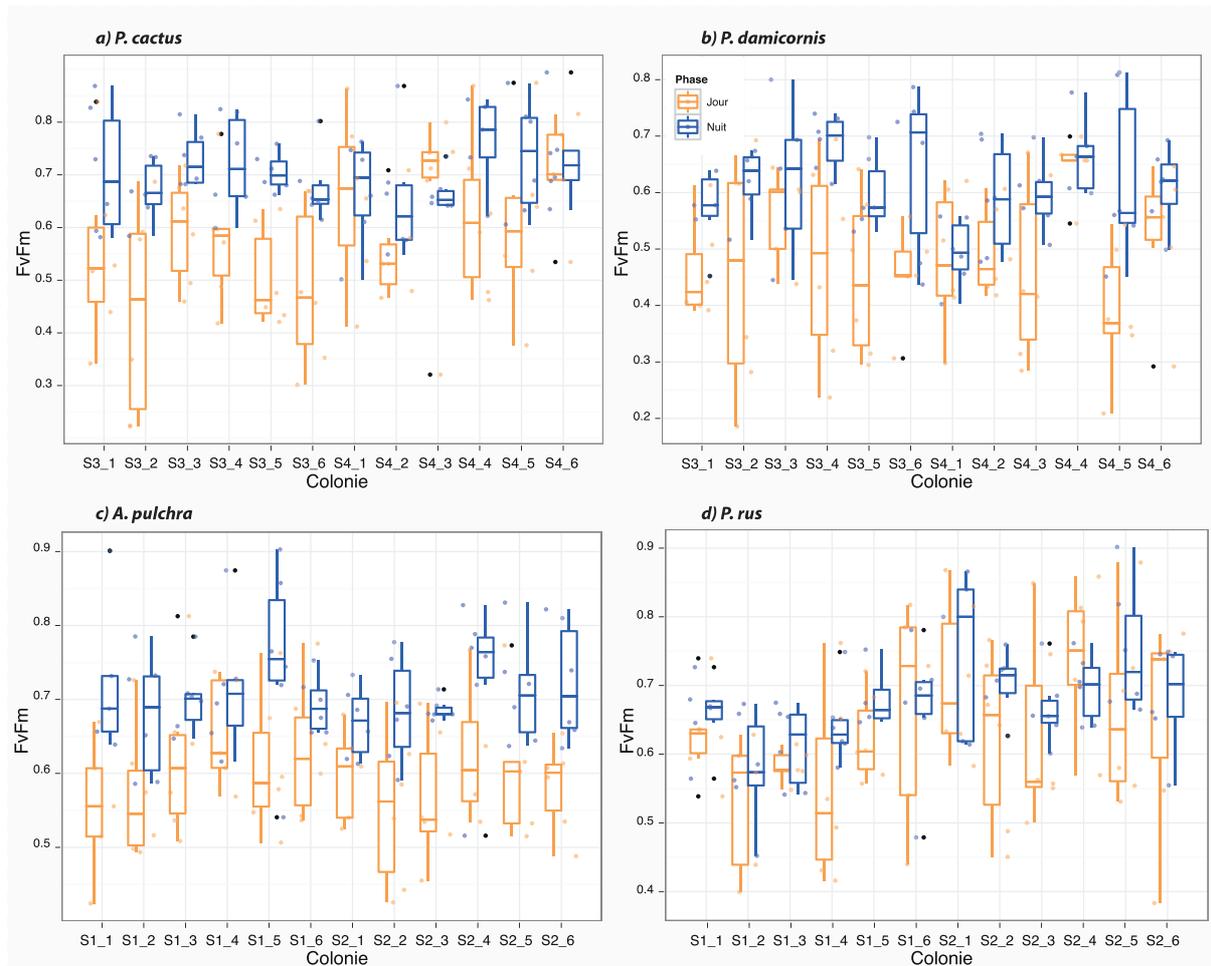


Figure 55 : Performances photosynthétiques évaluées par le rapport Fv/Fm à T1 de jour et de nuit chez les différentes boutures appartenant aux quatre espèces coralliennes : a) *P. cactus*, b) *P. damicornis*, c) *A. pulchra* et d) *P. rus*.

Enfin, chez *P. rus* aucune différenciation intra-spécifique significative des valeurs d'efficacité photosynthétique n'a été détectée, avec des gammes comprises entre 0,48 et 0,74 de jour et 0,58 et 0,75 de nuit (Figure 55d ; Tableau 26; ANOVA : $p > 0,05$). Par contre, les valeurs moyennes de performances chlorophylliennes ont montré des différences significatives selon la phase d'éclairage (Tableau 26), plus élevées de nuit ($0,67 \pm 0,02$) que de jour ($0,63 \pm 0,03$). Pour cette espèce, une différence dans les valeurs de Fv/Fm et Fv'/Fm' entre les deux séries d'expériences a également été détectée ($p < 0,05$; Tableau 26), avec des moyennes de

0,62±0,03 (S1) contre 0,69±0,02 (S2), sans interaction entre les séries et l'éclairement (Tableau 26).

En résumé, les performances photosynthétiques sont supérieures la nuit à celles de jour pour les quatre espèces testées. En prenant en compte cette variation due à l'éclairement, *P. damicornis* (Figure 54b) a montré de plus faibles valeurs d'efficacité photosynthétique que celles des trois autres espèces (ANOVA : transformation par la fonction racine carré, df=3, F=26,57 et p<0,001). Des différences ont également été constatées entre les séries pour *P. cactus* et *P. rus*, prises en compte pour la suite des analyses.

III Diversité, flexibilité et propriétés physiologiques des communautés de *Symbiodinium* associées à 4 espèces de coraux

Sur le même principe, la période T1 de pré-exposition au gradient de pCO₂, a permis d'évaluer les communautés de clades de *Symbiodinium* dans les conditions initiales chez les espèces de coraux : *A. pulchra*, *P. rus*, *P. cactus* et *P. damicornis*. Pour chacune de ces espèces, les caractéristiques de leur association spécialiste ou généraliste avec les communautés de *Symbiodinium* ont été évaluées par la méthode de qPCR, à partir de l'échantillonnage de 4 boutures de six colonies mères distinctes (trois colonies pour chaque série d'expérience ; **Chapitre II, IV**). Une comparaison des interactions entre la diversité et la composition en clades de *Symbiodinium* et le lien avec la physiologie a donc été appréhendée.

III.1 Diversité, composition des clades de *Symbiodinium* et variations intra-spécifiques en phase d'acclimatation T1

Les quatre principaux clades A-D connus pour être associés aux coraux ont quasiment tous été observés au moins une fois à travers les quatre espèces de coraux étudiées, tandis que les clades E et F n'ont jamais été détectés. La présence de quatre clades indique la possibilité d'obtenir 15 profils et/ou combinaisons possibles de communautés de *Symbiodinium*, allant d'une configuration mono-clade à la configuration multi-clades maximale composée des 4 clades simultanément. Ainsi, pour chaque espèce corallienne étudiée dans cette étude, la fréquence des différentes combinaisons observées dans les communautés de *Symbiodinium*

associées a été calculée afin d'indiquer les flexibilités et les affinités propres aux espèces de coraux.

III.1.1 *Pavona cactus*

Avant leur exposition au gradient de pCO₂, les boutures de *P. cactus* ont montré une association possible avec les clades B, D et C, ce dernier étant le clade sur-représenté (Figure 56). Des quatre espèces, c'est la seule à ne pas avoir montré d'association possible avec le clade A. La combinaison de symbiotes la plus représentée, pour la moitié des échantillons, est BC (54%), puis BD, BCD et D aux alentours des 15%.



Figure 56 : Composition à T1 des communautés des clades de *Symbiodinium* (quantité de clades en nombre de copies 28S/ par copie 18S de polype) retrouvée dans différentes boutures (A, B, D et F) de six colonies mères distinctes de *P. cactus* (n=24 boutures).

P. cactus peut également être associé à des communautés de *Symbiodinium* dominées par différents clades : le C dans la plupart des cas, ou le clade D (*i.e.* colonie PCAC_S4-1). Pour les cinq colonies dominées par les *Symbiodinium* de clade C, les variances intra-colonies n'ont pas montré de différences (Bartlett : df=4, K=1,64, p=0,80), tandis que leurs valeurs moyennes ont montrées une certaine hétérogénéité inter-colonies en tenant compte de l'effet série (ANOVA sur les rangs : df=3, F=5,88, p=0,007). Les colonies PCAC_S3-1 et PCAC_S3-4 ont présenté les plus faibles quantités de clade C, respectivement équivalentes à des moyennes de $2,8 \cdot 10^6$ et $5,8 \cdot 10^6$ copies 28S/ copies 18S de polype, dissociées de celles observées au sein des autres colonies abritant en moyenne entre $2,5 \cdot 10^7$ et $4,3 \cdot 10^7$ copies 28S/copies 18S de polype. Le clade B, fréquemment présent en tant que clade cryptique (*i.e.* PCAC_S3-2, PCAC_S3-4, PCAC_S4-2 et PCAC_S4-3) a montré une homogénéité des

moyennes (KW : df=3, K=3,64, p=0,30) entre colonies, comprises entre 121 et 335 copies 28S/ copies 18S de polype. La présence du clade D dans les communautés de *Symbiodinium*, observée principalement au sein de la colonie PCAC_S4-2, n'a pas rendu possible l'analyse des variations intra et inter-spécifique.

Globalement, chez *P. cactus* le clade dominant est en général le clade C mais on peut trouver des colonies où le clade D est dominant. Une importante variation intra-spécifique a été illustrée, d'une part, avec des combinaisons d'associations distinctes (C, ou BC, ou D, ou BCD) inter- et intra-colonies (e.g. colonie PCAC_S4-1) et, d'autre part, avec des quantités de copies 28S différentes, selon les colonies, pour un clade donné. Cette quantité est toutefois stable au sein d'une même colonie.

III.1.2 *Pocillopora damicornis*

Chez l'espèce *P. damicornis*, une association très fidèle avec le clade D puis C a été observée, avec la possibilité d'abriter les clades A et B à l'état de trace (Figure 57). Quatre combinaisons de communautés symbiotiques ont été observées à T1, à savoir majoritairement la combinaison mono-clade D (67%), puis les combinaisons des clades BC ou CD dans environ 15% des boutures et enfin un seul cas incluant le clade A (combinaison ABC).

Les colonies de *P. damicornis* peuvent être associées à différents clades majoritaires, le clade D dans la majorité des cas ou le clade C (i.e. colonie PDAM_S3-1). Ces deux types de clades peuvent également être détectés simultanément (i.e. colonies PDAM_S3-2 et PDAM_S4-3). Pour les cinq colonies coralliennes dominées par le clade D, les variances observées pour chacune d'elles n'ont pas montré de différence significative (Bartlett : df=4, F=6,19, p=0,19). En revanche, les quantités de clade D détectées diffèrent entre les colonies (ANOVA sur rangs : df=3, F=1,35, p=0,03), avec des moyennes variant de $2,61 \cdot 10^6$ à $3,68 \cdot 10^6$ copies 28S/ copies 18S de polype (i.e. colonies PDAM_S3-2 et PDAM_S3-4) pour les colonies à plus faibles compositions, distinctes des colonies à plus fortes compositions en D avec des valeurs comprises entre $1,06 \cdot 10^7$ à $2,17 \cdot 10^7$ copies 28S/copies 18S de polype (i.e. PDAM_S4-1, PDAM_S4-2 et PDAM_S4-3).

La présence du clade C, en tant que clade prédominant (i.e. colonies PDAM_S3-1 et PDAM_S3-2) ou encore du clade B, comme clade cryptique (i.e. colonie PDAM_S3-1 et PDAM_S4-3), n'a été observée que très rarement, ne permettant pas de tester les variations inter et intra-colonies.

Enfin, il a été remarqué chez *P. damicornis* une variation intra-colonie plus marquée par rapport aux autres espèces de coraux, car illustrée par des combinaisons de clades plus variées dans des boutures provenant de colonies mères identiques. Par exemple, il a été observé pour la bouture PDAM_S3-1 de code A (Figure 57) la spécificité d’avoir du clade A, ou encore des alternances de combinaisons D et/ou CD pour les boutures appartenant aux colonies PDAM_S3-2 et PDAM_S4-3.

Au delà de ce potentiel de variation intra-spécifique des clades, de manière générale, l’espèce *P. damicornis* semble être caractérisée par une importante fidélité au clade D, mais, tout comme cela a été constaté pour *P. cactus*, cette espèce présente la possibilité d’être associée à des clades majoritaires différents entres des colonies provenant d’un même site et donc d’un même environnement.



Figure 57 : Composition à T1 des communautés des clades de *Symbiodinium* (quantité de clades en nombre de copies 28S/ par copie 18S de polype) retrouvée dans différentes boutures (A, B, D et F) de six colonies mères distinctes de *P. damicornis* (n=24 boutures).

III.1.3 *Acropora pulchra*

A T1, 5 profils possibles de communautés de *Symbiodinium* ont été observées dans les boutures de l’espèce *A. pulchra*, intégrant de manière systématique le clade A comme clade fidèle (Figure 58). Les clades B, C et D, clades définis en tant que clades secondaires et/ou cryptiques, ont également été observés, formant des combinaisons de deux, trois voire quatre clades en simultanés : AC (38%), A (29%), ABC (17%), ABCD (13%), et ACD (1%).



Figure 58 : Composition à T1 des communautés des clades de *Symbiodinium* (quantité de clades en nombre de copies 28S/ par copie 18S de polype) retrouvée dans différentes boutures (A, B, D et F) de six colonies mères distinctes d'*A. pulchra* (n=24 boutures).

Sur les lots de boutures provenant de 6 colonies mères différentes, les variances des quantités de clade A n'ont pas présenté de différences significatives (Bartlett en log+1: $df=5$, $K=9,58$, $p=0,08$), reflétant une répartition homogène des différentes valeurs à l'échelle d'une colonie. Cependant, d'importantes différences qualitatives et quantitatives intra-spécifiques ont été observées. Par exemple, deux des colonies (*i.e.* APUL_S1-2 et APUL_S1-3) sont caractérisées par une association mono-clade A quasi exclusive (exception pour la bouture APUL_S1-2-A) alors que les autres sont multi-clades. Au niveau quantitatif, le nombre de copies 28S du clade prédominant A présente également des différences selon les colonies (ANOVA données normalisées log+1 : $df=4$, $F=40,07$, $p<0,001$). Deux groupes distincts peuvent être dissociés, à savoir : le groupe des colonies à fortes concentrations de clade A (*i.e.* colonies APUL_S1-2, APUL_S1-3, APUL_S1-4 et APUL_S2-1) comprises entre $1,36.10^6$ et $1,74.10^7$ copies 28S/copies 18S de polype et le second groupe de colonies associé à des quantités de clade A plus faibles comprises entre $2,95.10^5$ et $2,56.10^4$ copies 28S/ copies 18S de polype (*i.e.* colonies APUL_S2-2 et APUL_S2-3).

Concernant le clade C, deuxième clade le plus représenté chez cette espèce corallienne, la plupart des résultats qualitatifs et quantitatifs sont similaires à ceux obtenus avec le clade A. N'étant détecté que dans 4 des 6 colonies coralliennes testées (variabilité qualitative), les quantités de clade C ont montré une importante hétérogénéité cette fois-ci, aussi bien au niveau des variances intra-colonie (Bartlett en log+1 : $df=3$, $K= 11,24$, $p=0,01$) qu'au niveau des médianes inter-colonies (ANOVA non paramétrique sur les rangs : $df=3$, $F=3,84$, $p=0,04$), allant de $1,8.10^4$ à $6, 5.10^7$ copies 28S/copies 18S de polype.

Concernant les clades B (483-690 copies 28S/copies 18S de polype) et D ($3,86.10^5$ - $4,4.10^7$ copies 28S/copies 18S de polype), ils ont, quant à eux, été moins fréquemment détectés que les autres clades, dans 2 colonies pour le clade B et 1 seule colonie pour le clade D. On observe néanmoins, comme pour les autres clades, une certaine constance de leurs quantités à l'échelle spatiale de la colonie mère (*i.e.* APUL_S2-2 et APUL_S2-3).

De manière générale, l'espèce *A. pulchra* semble être caractérisée par une importante variation intra-spécifique, avec des compositions et des quantités de clades distinctes entre les colonies. Cependant, à l'échelle d'une colonie, les compositions de communautés de *Symbiodinium* entre les différentes boutures sont homogènes.

III.1.4 *Porites rus*

L'espèce *P. rus* présente la plus faible flexibilité comparée aux trois autres espèces, caractérisée par des communautés de *Symbiodinium* très largement représentées par le profil BC à 96%, puis BCD à 4% (Figure 59) après acclimatation (T1).

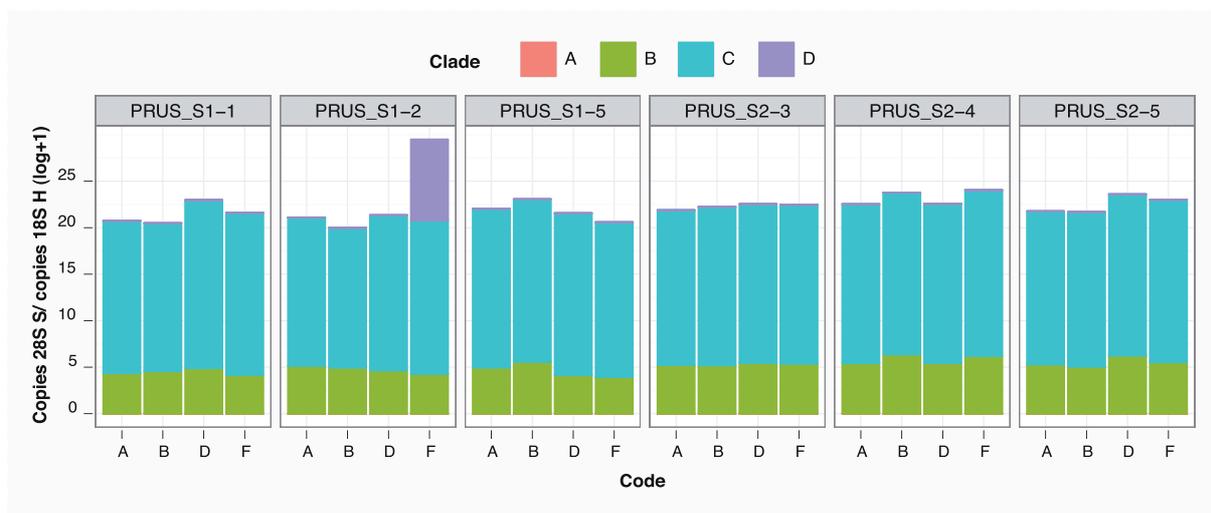


Figure 59 : Composition à T1 des communautés des clades de *Symbiodinium* (quantité de clades en nombre de copies 28S/ par copie 18S de polype) retrouvée dans différentes boutures (A, B, D et F) de six colonies mères distinctes de *P. rus* (n=24 boutures).

L'analyse de la composition du clade majoritaire C a mis en avant une homogénéité des variances intra-colonies (Bartlett en log+1 : df=5, K=7,33, p-value=0,20) et des moyennes de quantité de clade C similaires comprises entre $1,2.10^7$ et $3,2.10^7$ copies 28S/copies 18S de polype (ANOVA : df=4, F=2,33, p=0,09). Le clade B, présent en permanence dans de très faibles quantités allant de 87,3 à 361,7 copies 28S/ copies 18S de polype, ne présente pas de

variances significativement différentes entre les colonies (Bartlett en log+1 : $df=5$, $K=7,97$, $df=5$, $p=0,16$), mettant en avant une homogénéité des valeurs obtenues à partir des différentes boutures. De même, aucune différence quantitative inter-colonie de la quantité de clade B n'a été mise en avant (ANOVA sur rangs en log+1 : $df=4$, $F=0,68$, $p=0,62$).

Etant donné les variations inter et intra-spécifiques plus ou moins marquées selon les espèces ciblées, l'étude et la comparaison de l'effet de la pCO_2 sur la dynamique de leur clades de *Symbiodinium*, sera appréhendée par les différences de quantités de copies 28S entre les périodes T1 et T2. De même, le lien entre les associations de clades et les propriétés physiologiques seront également évaluées sur ces différences quantitatives de copies 28S avant et après exposition au gradient de pCO_2 .

III.2 Interactions et propriétés physiologiques des clades de *Symbiodinium* (efficacité photosynthétique) en phase T1

Les résultats des échantillons utilisés pour évaluer la composition en clades ci-avant, 4 boutures des six colonies des différentes espèces coralliennes, soit 24 boutures/espèce, permettent de rechercher un éventuel lien entre les communautés de *Symbiodinium* ainsi estimées et les propriétés physiologiques photosynthétiques, mesurées quant à elles sur l'ensemble des boutures.

Les propriétés physiologiques des associations spécifiques corail-*Symbiodinium* ont été analysées par une analyse en composantes principales (ACP ; Figure 60) en regroupant les données de composition des communautés de clades de *Symbiodinium* (A-D), associées aux quatre espèces de coraux, avec celles des mesures de la fluorescence chlorophyllienne (F_0 et F_m) et des efficacités photosynthétiques (F_v'/F_m' et F_v/F_m) de jour et de nuit effectuées sur une même bouture. La première composante de l'ACP (42.83% de la variance totale) indique une très forte opposition de la quantité de clade D avec celles des clades B et C ainsi qu'avec les fluorescences maximales (F_m), minimales (F_0) et le rapport F_v/F_m . Cette première composante montre donc un lien entre une plus forte activité photosynthétique et la présence des clades B et C. Sur la seconde composante (22.1%), les quantités de clade A et le rapport F_v/F_m s'opposent à la fluorescence minimale F_0 et les quantités de clade D. Indépendamment du premier axe, un second lien peut être également fait entre la présence du clade A et l'efficacité photosynthétique.

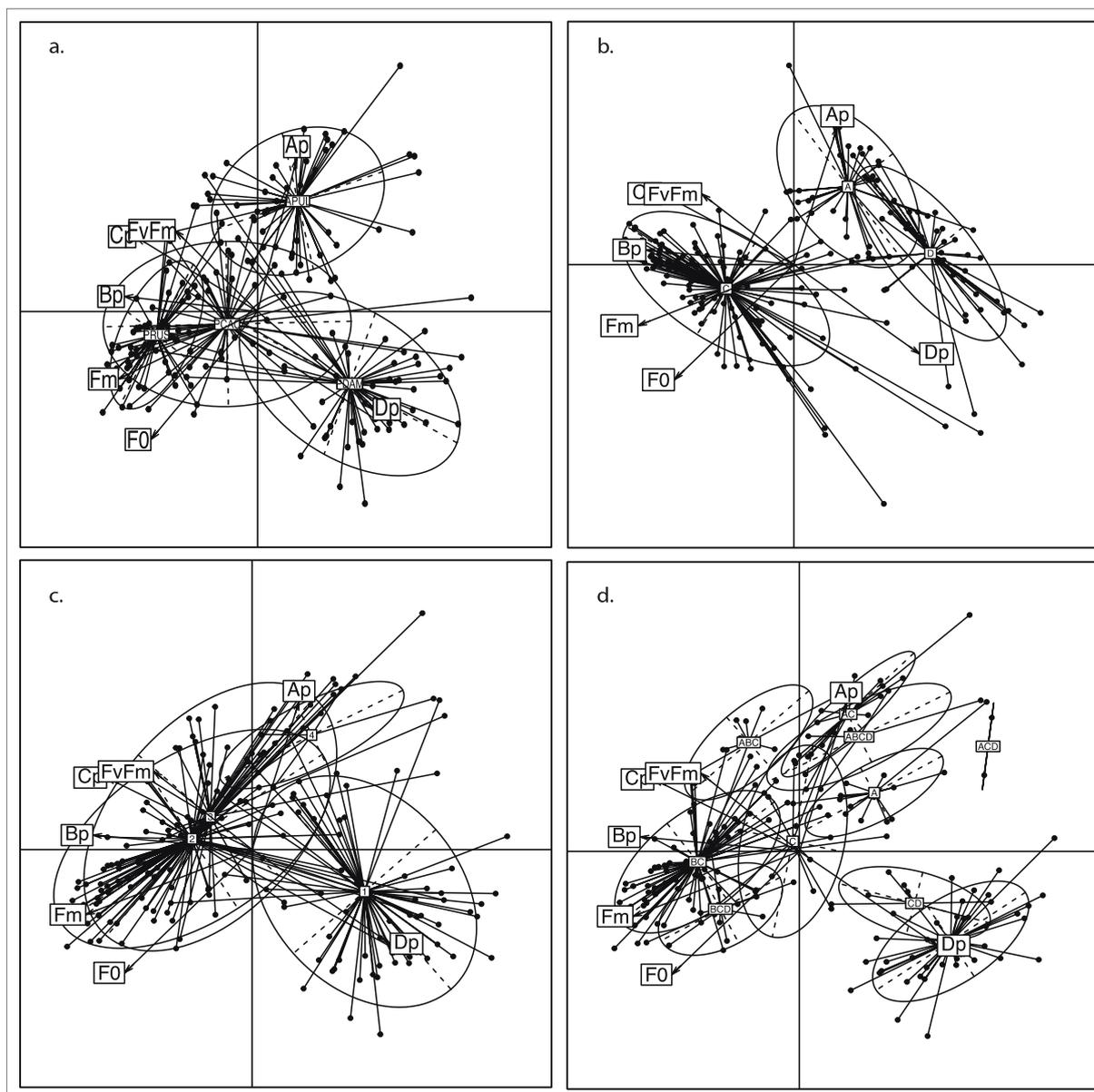


Figure 60 : Analyse en composantes principales (ACP) utilisant les quantités des clades A-D en nombre de copies 28S au sein des polypes, et les propriétés physiologiques de fluorescence chlorophyllienne identifiées à T1, représentées par : a) espèce corallienne, b) clade dominant, c) nombre de clades détectés dans les communautés algales, et d) profils des communautés de *Symbiodinium*.

D'après les interactions entre ces variables, une discrimination par espèce corallienne (représentation en ellipses) met en évidence les plus faibles performances photosynthétiques chez l'espèce *P. damicornis* (développement **Chapitre IV, III.1**) caractérisée essentiellement par des communautés composées et dominées par le clade D. Dans un second groupe, *A. pulchra* se distingue essentiellement sur l'axe 2 par des communautés algales dominées par le clade A et par des faibles valeurs de F0 (proxy des teneurs en chlorophylles ou des densités de *Symbiodinium* dans l'holobionte). L'espèce *P. rus* principalement représentée en axe 1,

montre la plus faible variabilité, étant associée exclusivement à des *Symbiodinium* de clade C et B simultanément et corrélée à de fortes valeurs de F0, Fm et Fv/Fm. Enfin, l'espèce *P. cactus* est caractérisée par la plus importante disparité d'efficacité photosynthétique, liée à son association préférentielle avec les clades C et B, comme chez *P. rus*, mais aussi au clade D.

Une observation de l'ACP par clade dominant des communautés de *Symbiodinium*, toutes espèces confondues, conforte l'idée que les capacités photosynthétiques avec des valeurs de F0, de Fm et de rapport Fv/Fm importantes sont principalement dépendantes de ce clade, avec les clades A et C les plus performants par rapport à D. En considérant le nombre de clades pouvant être simultanément associés au sein de l'holobionte, il a été mis en avant une majorité d'associations multi-clades chez les quatre espèces de coraux impliquant la plupart du temps 2 voire 3 clades. Ceux-ci ont en général été composés par les clades C, B et A, les plus performants en terme d'activité photosynthétique.

Finalement, l'étude détaillée par profils et de leur corrélation aux performances photosynthétiques indique les avantages et désavantages des différentes combinaisons. Dans un premier temps, les combinaisons les moins avantageuses en terme d'activité photosynthétique ont été observées sous deux profils D et CD. Les combinaisons caractérisées par les plus hautes capacités photosynthétiques sont celles dominées par le clade C, pouvant apparaître sous les profils CBD, CB et CAB, nettement différenciés de la combinaison mono-clade C, beaucoup moins performante. Enfin, pour les communautés de *Symbiodinium* dominées par le clade A, les profils par ordre de F0 décroissant sont AC, ABCD, ACD et A, suggérant une amélioration des capacités photosynthétiques de ce clade lorsqu'il se retrouve comme clade unique.

III.3 Régulation des clades de *Symbiodinium* en phase T1

Selon les types de combinaisons de communautés algales détectées et leur composition en nombre de copies 28S, les interactions entre chacun des clades ont été testées (*i.e.* compétition *vs.* mutualisme). Pour cela, les nombres de copies 28S de chaque clade ont été analysées en fonction des différents profils dans lesquels ils sont apparus, en considérant également l'identité génétique de l'hôte (espèce et colonie incluses).

En bilan, le clade C est apparu dans huit profils différents, dont un seul en tant que clade non dominant (profil CD) et un observé une seule fois (CAD chez *A. pulchra*) retirés de l'analyse. Ce clade C, très largement représenté chez les différentes espèces de coraux, a été présent avec des quantités variables selon le type de profil (ANOVA : $df=6$, $F=12.21$, $p<0,001$), indépendamment de la variation due à la colonie d'origine (Erreur colonie : $df=2$, $F=1,4$, $p=0,26$). Les nombres de copies 28S les plus faibles ont été enregistrés dans le cas où le clade C était associé uniquement au clade D ($1,56.10^4$ copies 28S/ copies 18S de polype), différenciant cette combinaison de toutes les autres (test post-hoc de Tukey : $p<0,001$). Puis, les associations mono-clades C ($2,77.10^6$ copies 28S/ copies 18S de polype) ou biclades AC ($3,46.10^6$ copies 28S/ copies 18S de polype) ont montré les deuxièmes plus faibles quantités en clade C (test post-hoc de Tukey : $p<0,05$) par rapport à toutes les autres combinaisons, supérieures d'un facteur 10 et incluant systématiquement le clade B (moyennes pour CBD : $3,58.10^7$, CB : $2,66.10^7$, CABD : $4,58.10^7$ et CAB : $3,45.10^7$ copies 28S/ copies 18S de polype), suggérant une interaction positive entre ces deux clades, le clade B stimulant les quantités de clade C.

Le clade D, très spécifique à l'espèce *P. damicornis*, a donc été beaucoup moins représenté chez les différentes espèces coralliennes et dans les profils de communautés de *Symbiodinium*. Prenant en compte la variation inter-colonie (Erreur : $df=1$, $F=1,25$, $p=0,28$), indiquant une homogénéité intrinsèque, on retrouve également une incidence importante des profils (ANOVA : $df=3$, $F=28,86$, $p<0,001$) sur les quantités de clade D. Les profils favorables aux fortes quantités de clade D ont été ceux où il était le seul représentant, soit l'association mono-clade D (moyenne de $1,03.10^7$ copies 28S/ copies 18S de polype), ou encore lorsqu'il était associé au clade C (moyenne de $5,42.10^6$ copies 28S/ copies 18S de polype). En revanche, la présence supplémentaire du clade B implique une nette diminution des quantités de clade D, d'un facteur 1 000 dans un cas de profil CDB (moyenne de $1,46.10^3$ copies 28S/ copies 18S de polype ; test de Tukey : $p<0,001$), et/ou d'un facteur 10 dans un cas de profil CDAB (moyenne de $5,04.10^5$ copies 28S/ copies 18S de polype; test post-hoc de Tukey : $p<0,005$). Ainsi, le clade B semble interagir, seul ou en association avec C, négativement avec le clade D.

Le clade A, identifié de manière quasi exclusive chez l'espèce du genre *Acropora*, a été observé dans quatre différents profils : A, AC, ABC et ABCD. Les deux derniers profils ont été associés aux plus faibles quantités de clade A, comprises entre 3.10^4 - 10.10^4 copies 28S/copies 18S de polype, mais avec une fréquence d'observation réduite à une colonie mère, ne permettant pas de les intégrer dans l'analyse comparative. En revanche, les profils A et AC

caractérisés par d'importants nombre de copies 28S ont montré des valeurs plus importantes dans le cas où le clade A était associé au clade C avec en moyenne $8,45 \cdot 10^6$ copies 28S/copies 18S de polype que sous forme mono-clade, avec $3,04 \cdot 10^6$ copies 28S/copies 18S de polype ($p=0,028$). Comme pour l'association BC, une interaction positive entre les clades A et C a donc été observée.

Finalement le clade B, uniquement identifié à l'état de trace (100^{aines} de copies 28S) dans les communautés de *Symbiodinium* de profils ABC, ABCD, BC et BCD, présente néanmoins des quantités variables en fonction de ces profils (ANOVA : $df=3$, $F=4,69$, $p=0,027$), la variation inter-colonie étant prise en compte (Error colonie: $df=2$, $F=0,07$, $p=0,94$). La détection de ce clade a souvent été faite en association avec le clade C, principalement chez les espèces *P. rus* et *P. cactus* et de manière occasionnelle chez *P. damicornis* (colonie PDAM_S3_1). Dans cet arrangement, les quantités de clade B sont restées homogènes (226 copies), et cela quelle que soit l'appartenance à l'espèce corallienne (ANOVA : $df=2$, $F=2,88$, $p=0,069$). Les autres profils impliquant le clade B ont été caractérisés par 920 ± 481 , 487 ± 42 et 153 ± 103 copies 28S/copies 18S de polype dans les combinaison ABCD, ABC et BCD, respectivement. Deux groupes de profils peuvent ainsi être distingués (test post-hoc de Tukey) : les profils BC et BCD avec de plus faibles quantités de clade B que le groupe ABCD et ABC. Le clade A semble donc interagir positivement avec le clade B.

IV Effet du gradient de pCO₂ sur la physiologie des coraux (T2)

Après une phase d'acclimatation T1, les coraux ont été exposés à des conditions de pCO₂ distinctes pendant 2 semaines (phase T2). Les capacités photosynthétiques des boutures coralliennes après cette incubation à différentes pCO₂ ont été étudiées, comme lors de la phase T1 (**Chapitre II, IV**). De plus, à la fin des deux semaines d'exposition, les compositions en pigments chlorophylliens *a* et *c₂*, ont été également analysées. Une estimation de la densité totale des *Symbiodinium*, par comptages visuels et/ou par quantification de la biomasse des tissus coralliens (**Chapitre II, IV**), a permis d'exprimer ces valeurs de compositions pigmentaires par unité de zooxanthelle.

La première observation intéressante de cette expérimentation est l'absence de blanchissement corallien pour toutes les boutures des quatre espèces coralliennes et ce pour toutes les conditions de pCO₂.

IV.1 Mesure des efficacités photosynthétiques (Fv/Fm et Fv'/Fm') en phase T2

Après deux semaines d'exposition à différentes pCO₂, les différences entre les valeurs des efficacités photosynthétiques, cumulées (selon l'espèce et l'exposition), mesurées en T2 et T1 ont été calculées. Ces valeurs d'écart ainsi obtenues pour des efficacités photosynthétiques maximales, correspondantes au rapport Fv/Fm (de nuit), excèdent rarement plus de 0,4 unité et ne sont pas significativement différentes en fonction des conditions et ce pour aucune des quatre espèces coralliennes (Figure 61a, Tableau 27). De même pour les efficacités photosynthétiques effectives enregistrées de jour (Fv'/Fm'), aucune tendance significative selon le gradient de pCO₂ n'a été détectée (Tableau 27).

Tableau 27 : Valeurs des deltas moyens des rapports Fv/Fm obtenus de nuit et Fv'/Fm' de jour, calculés par la différence entre les périodes T2 et T1, aux différentes séries d'expériences et selon les conditions de pCO₂: Pc (400 ppm), P0 (263 ppm), P1 (531 ppm), P2 (750 ppm), P3 (1020 ppm) et P4 (2115 ppm). Les résultats de l'ANOVA 3 facteurs (pCO₂x Eclairage x Série x) sont présentés pour chaque espèce : *A. pulchra* (APUL), *P. cactus* (PCAC), *P. damicornis* (PDAM), *P. rus* (PRUS).

Espèce	Serie	ΔFv/Fm (Nuit)						Δ Fv'/Fm' (Jour)						ANOVA	
		Pc	P0	P1	P2	P3	P4	Pc	P0	P1	P2	P3	P4	F	p
APUL	S1	-0.02	0.06	-0.04	0.05	0.01	0.04	0.08	-0.04	0.00	-0.02	0.07	0.09	1,23	0,30
	S2	0.02	0.05	0.08	-0.04	-0.01	0.05	0.16	0.14	0.10	-0.03	-0.04	0.16		
PCAC	S3	-0.06	-0.10	-0.01	-0.03	-0.06	-0.01	0.09	0.13	0.06	0.07	-0.07	-0.03	0,61	0,69
	S4	-0.08	-0.09	0.02	-0.03	-0.17	-0.07	-0.25	-0.19	-0.08	-0.12	-0.22	-0.02		
PDAM	S3	-0.05	-0.04	0.02	-0.01	0.06	-0.02	0.08	-0.09	-0.06	-0.07	0.07	0.09	0,59	0,71
	S4	-0.02	0.05	-0.06	-0.02	-0.03	0.00	-0.24	-0.24	-0.25	-0.17	-0.05	-0.18		
PRUS	S1	0.00	0.05	0.02	0.07	0.11	-0.01	0.01	0.09	-0.01	0.03	-0.04	-0.10	0,41	0,84
	S2	-0.02	-0.03	0.02	0.01	-0.03	0.08	-0.09	-0.10	-0.10	-0.01	-0.09	0.04		

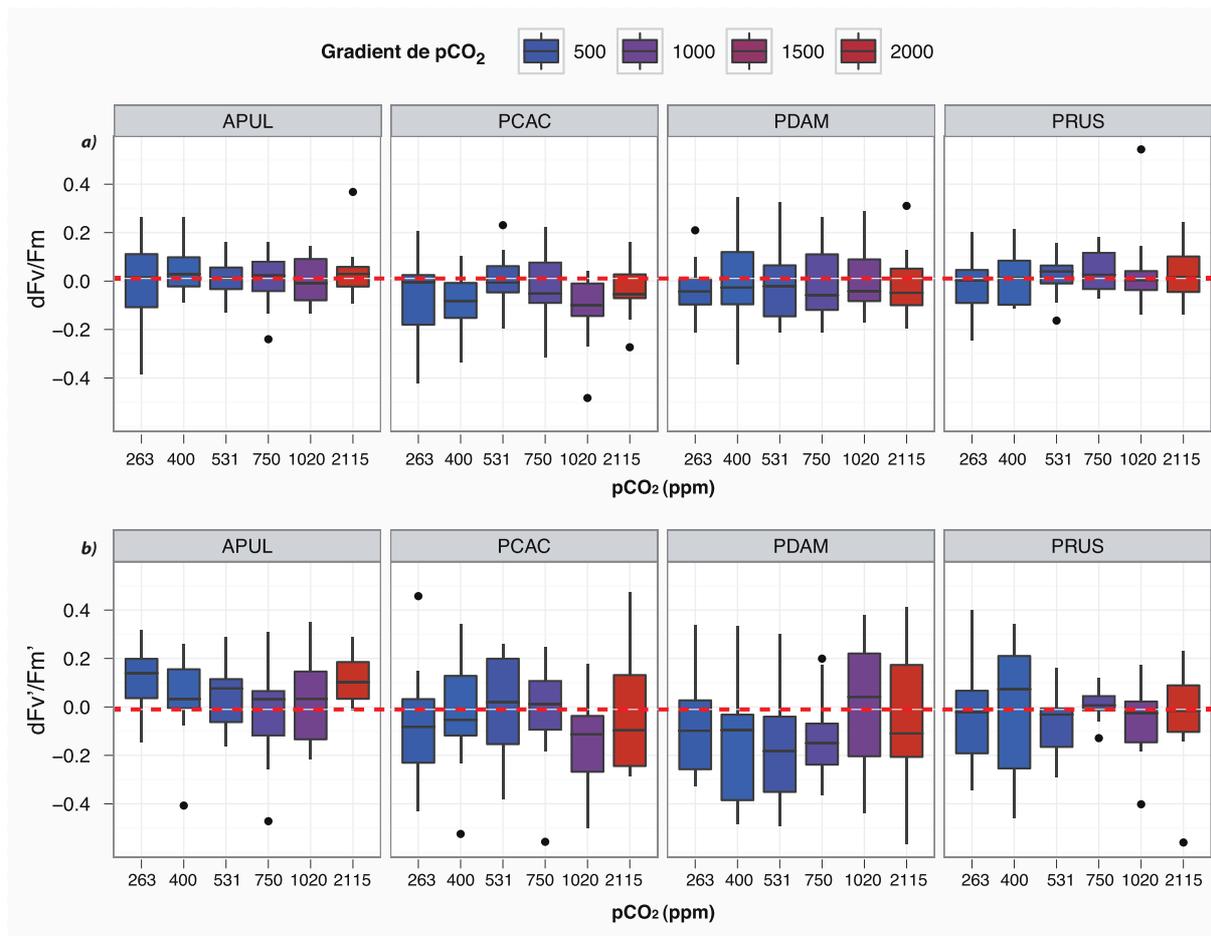


Figure 61 : Différence des efficacités photosynthétiques effectives et maximales exprimées par les rapports (a) F_v/F_m de nuit et (b) F_v'/F_m' de jour, entre les périodes T2 et T1, selon les conditions de pCO_2 . Les deltas, représentés par des boîtes à moustaches, illustrent la répartition des données à chaque condition de pCO_2 au sein des différentes espèces coralliennes *A. pulchra* (APUL), *P. cactus* (PCAC), *P. damicornis* (PDAM) et *P. rus* (PRUS).

IV.2 Densités de *Symbiodinium* en phase T2

Les moyennes de densité de *Symbiodinium*, exprimées en fonction de la biomasse des tissus coralliens (*Symbiodinium*, polype, micro-organismes) sont similaires entre les quatre espèces coralliennes (Figure 62): *P. rus* $4,6.10^5 \pm 4,8.10^4$ cell.mg⁻¹, *A. pulchra* $4,3.10^5 \pm 4,5.10^4$, cell.mg⁻¹, *P. cactus* $4,2.10^5 \pm 3,4.10^4$ cell.mg⁻¹ et *P. damicornis* $4,1.10^5 \pm 4,0.10^4$ cell.mg⁻¹ (Figure 62). Par ailleurs, en tenant compte des différentes conditions de pCO_2 , les densités de *Symbiodinium* sont restées généralement stables selon le gradient de pCO_2 , excepté pour *A. pulchra* qui a montré une augmentation de sa densité algale aux pressions partielles de CO_2 les plus élevées de 1020 et 2115 ppm, atteignant $4,6.10^5 \pm 1,2.10^4$ cell.mg⁻¹ puis $5,9.10^5 \pm 1,1.10^4$ cell.mg⁻¹, respectivement. Malgré cette tendance, l'effet de la pCO_2 sur les densités de *Symbiodinium* s'est avéré non significatif (ANOVA: df=5, F=0,85, p=0,51), et

cela pour toutes les espèces étudiées (ANOVA : $df=15$, $F=1,35$, $p=0,17$).

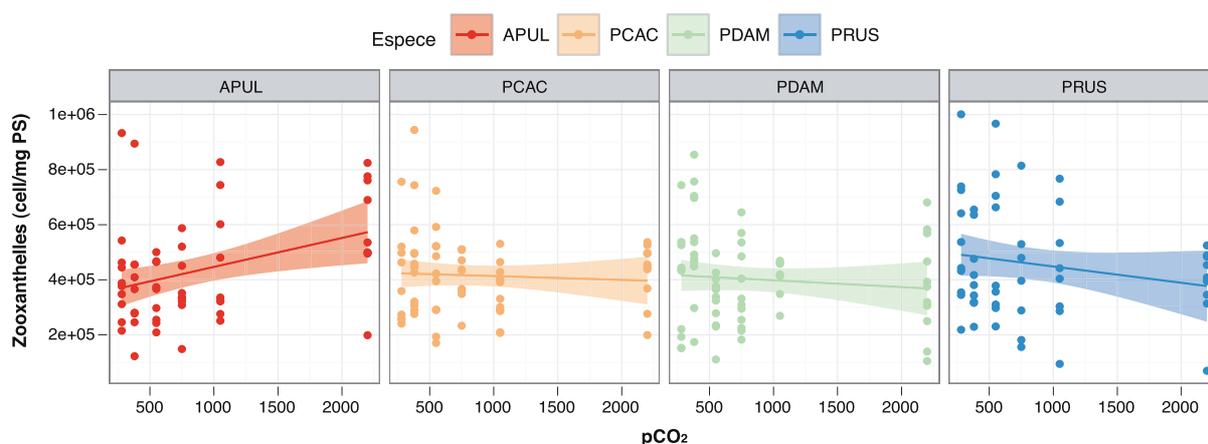


Figure 62 : Représentation des densités de *Symbiodinium* et de la droite de régression correspondante, en nombre de cellules par mg de poids sec de tissus coralliens à la fin des deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂ chez les différentes espèces coralliennes *A. pulchra* (APUL), *P. cactus* (PCAC), *P. damicornis* (PDAM) et *P. rus* (PRUS).

IV.3 Teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂ en phase T2

Les teneurs en chlorophylles *a* (Figure 63), exprimées soit par densité de *Symbiodinium* soit par la biomasse des tissus coralliens, varient entre espèces coralliennes (normalisation par cellules ANOVA: $df=3$, $F=20,2$, $p<0,001$; et normalisation par la biomasse ANOVA sur rangs : $F=15,85$, $p<0,001$) avec les plus fortes concentrations enregistrées chez *P. rus* avec $4,9\pm 0,4$ pg.cell⁻¹ ou $208,42\pm 22$ µg.g⁻¹ et les plus faibles enregistrées chez *A. pulchra* avec $2,7\pm 0,2$ pg.cell⁻¹ ou $109,29\pm 11$ µg.g⁻¹. Ainsi ces deux espèces caractérisées par des valeurs extrêmes en chlorophylles *a* diffèrent entre elles mais aussi avec les deux autres espèces coralliennes *P. cactus* et *P. damicornis*, associées à des teneurs intermédiaires de $3,4\pm 0,3$ pg.cell⁻¹ ($136,4\pm 17$ µg.g⁻¹) et $3,5\pm 0,4$ pg.cell⁻¹ ($121,67\pm 10$ µg.g⁻¹), respectivement. Face au gradient de pCO₂, les deux espèces de coraux associées aux valeurs extrêmes ont évoluées de manière opposée en condition de pCO₂ la plus élevée (2115 ppm), à savoir une légère diminution chez *A. pulchra* atteignant seulement $2\pm 0,3$ pg.cell⁻¹ contre une augmentation chez *P. rus* avec des teneurs proche des $6\pm 0,9$ pg.cell⁻¹. Malgré l'observation de ces tendances, de manière générale l'effet du gradient de pCO₂ n'a pas influencé les concentrations en chlorophylle *a* (normalisation par cellules ANOVA : $df=5$, $F=1,10$, $p=0,36$; et normalisation par la biomasse ANOVA sur rangs : $F=0,95$, $p=0,445$), pour toutes les espèces étudiées (normalisation par cellules ANOVA : $df=15$, $F=1,15$, $p=0,32$; et normalisation par la biomasse ANOVA sur rangs : $F=0,68$, $p=0,8$).

Parallèlement, les concentrations en chlorophylles c_2 (Figure 63) très faibles chez les coraux ($0,64-0,95 \text{ pg.cell}^{-1}$) présentent les mêmes caractéristiques que les chlorophylles a , à savoir des concentrations plus élevées chez *P. rus* par un facteur de 1,4 (normalisation par cellules ANOVA : $df=3$, $F=10,9$, $p<0,001$; et normalisation par la biomasse ANOVA sur rangs : $F=6,54$, $p=0,002$). De plus, les teneurs en chlorophylles c_2 sont restées homogènes face au gradient de $p\text{CO}_2$ pour l'ensemble des espèces coralliennes (normalisation par cellules ANOVA : $df=15$, $F=1,17$, $p=0,3$; normalisation par la biomasse ANOVA sur rangs : $F=0,95$, $p=0,51$).

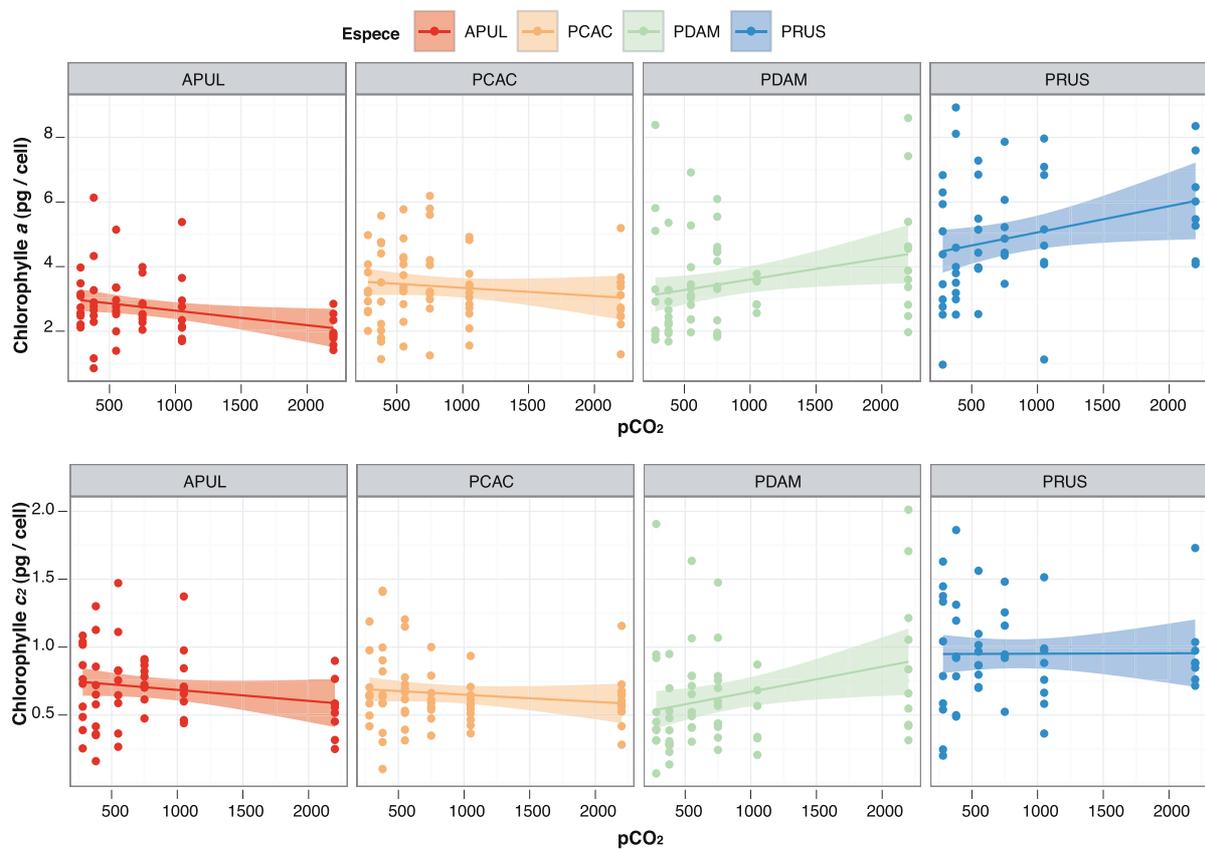


Figure 63 : Représentation des teneurs en chlorophylle a et c_2 (pg/cellules de *Symbiodinium*) et les droites de régression correspondantes à la fin des deux semaines d'exposition au gradient de $p\text{CO}_2$ chez les différentes espèces coralliennes *A. pulchra* (APUL), *P. cactus* (PCAC), *P. damicornis* (PDAM) et *P. rus* (PRUS).

V Réponses des communautés des *Symbiodinium* face au gradient de $p\text{CO}_2$ (phase T2)

Afin de comprendre l'effet de l'augmentation de la pression partielle sur les coraux, *via* la symbiose corail-algue, la diversité et la dynamique des communautés de *Symbiodinium*

associées chez les quatre espèces de coraux ont été estimées après exposition au gradient de pCO₂. L'étude des changements dans la composition des communautés symbiotiques (gains vs. pertes de clades spécifiques) ou encore les variations de quantités de nombre de copies 28S au sein des polypes pourraient indiquer et mettre en avant le rôle particulier de certains clades dans l'adaptation face à une augmentation de pCO₂, communs ou non chez des espèces de coraux hôtes variées.

V.1 Flexibilité et composition des communautés de *Symbiodinium* en réponse au gradient de pCO₂

V.1.1 Flexibilité des associations corail-clades de *Symbiodinium*

Après deux semaines, plusieurs événements de nouvelles acquisitions et de pertes de clades ont été enregistrés, sans tendances vis-à-vis du gradient de pCO₂ (Figure 64). Ainsi, toutes conditions confondues, l'espèce *P. damicornis* a montré la plus grande flexibilité, avec des gains possibles des clades B (n=1) et D (n=1) ainsi que des pertes ponctuelles de clades A (n=1), B (n=1) et C (n=3).

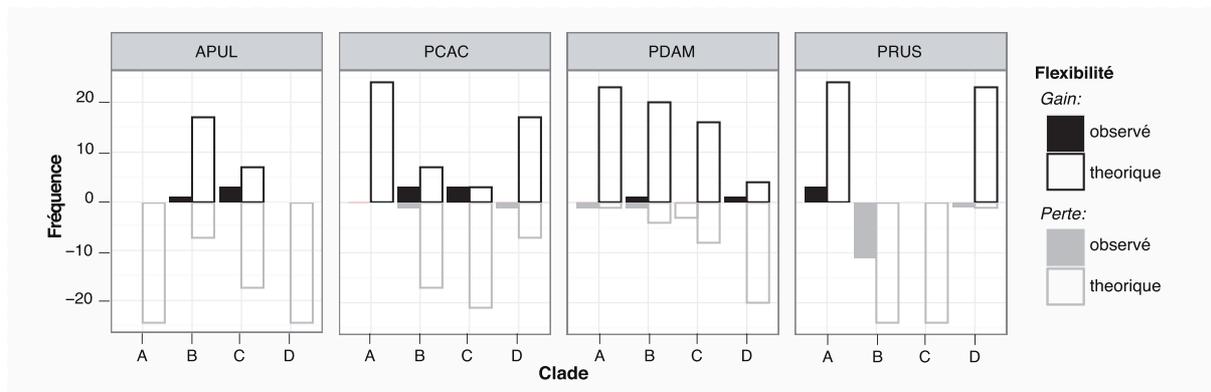


Figure 64 : Fréquences des pertes et des gains des clades A-D dans les espèces *A. pulchra* (APUL), *P. cactus* (PCAC), *P. damicornis* (PDAM) et *P. rus* (PRUS) après deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂, soit sur 24 boutures par espèces. Les valeurs théoriques correspondent aux fréquences maximales possibles en fonction de la composition initiale en clades des boutures.

De même pour *P. cactus*, plusieurs cas de nouvelles acquisitions ont été enregistrés, entre autre un gain systématique du clade C (clade dominant de l'espèce) pour les trois colonies qui n'en avaient pas initialement, ainsi qu'une acquisition possible de clade B (n=3). Quelques pertes ont également été observées pour les clades minoritaires B et D. Beaucoup plus spécialisée, l'espèce *A. pulchra* n'a jamais perdu son clade majoritaire A et a juste présenté des gains possibles des clades B (n=1) et C (n=3). Pour finir, chez *P. rus*, il y a eu une

tendance marquée de perte intégrale du clade B, représentant 50% des boutures (11/24), associée à des gains ponctuels de clade A (n=3) et de clade D (n=1).

V.1.2 Evolution de la composition des communautés de *Symbiodinium* face au gradient de pCO₂

V.1.2.1 *Pavona cactus*

Après les deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂ (Figure 65), la plupart des boutures provenant des différentes colonies mères ont de manières générales conservées leur profil de communauté de *Symbiodinium* (71%). Globalement, la combinaison dominante BC a été maintenue voire légèrement augmentée (67%), par l'acquisition du clade B aux condition 400 ppm, 750 ppm et 2115 ppm, dans la colonie PCAC_S3-1 initialement mono-clade C. Par ailleurs, à T2, le profil mono-clade D retrouvé au niveau d'une colonie spécifique, PCAC_S4-1, a été perdu par l'ajout du clade C dans la communauté algale, formant ainsi un nouveau profil DC pour l'espèce *P. cactus*.

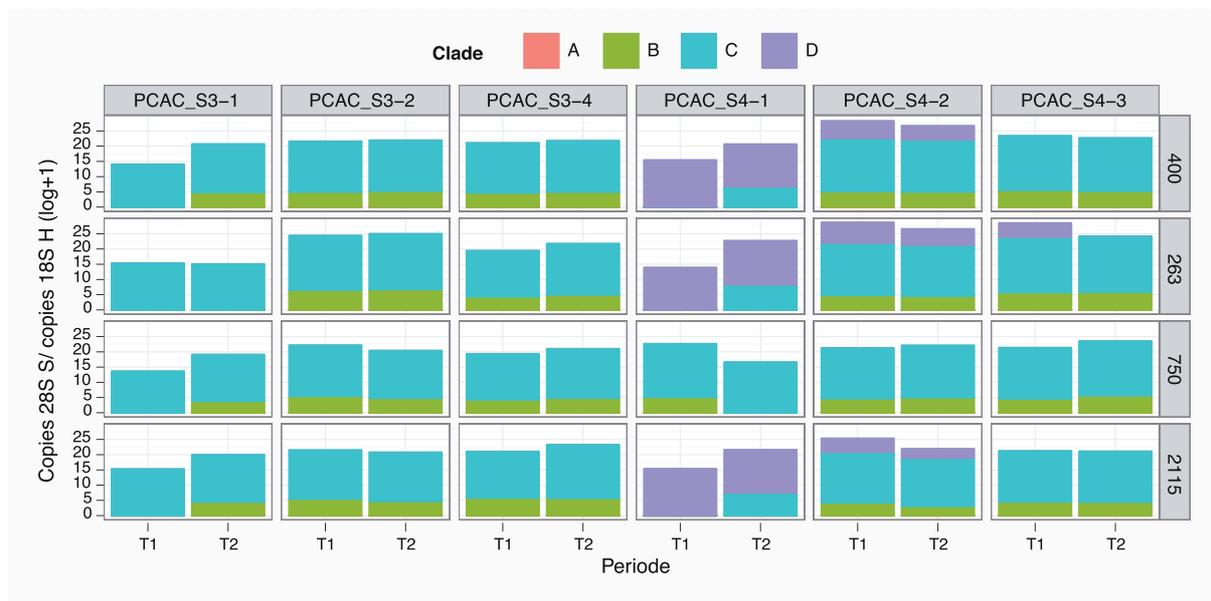


Figure 65 : Composition des communautés des clades de *Symbiodinium* en nombre de copies 28S par polype associées chez *P. cactus*, analysées dans différentes boutures (A, B, D et F) provenant de six colonies mères distinctes (n=24 boutures), entre les périodes T1 et T2, soit après deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂. Les conditions de pCO₂ analysées sont

V.1.2.2 *Pocillopora damicornis*

Environ 80% des boutures étudiées, colonies mères et conditions de pCO₂ cumulées, ont préservé leur profil de base après deux semaines (Figure 66). Le profil prédominant mono-clade D identifié chez *P. damicornis* a montré une légère augmentation, due à la fois à une nouvelle acquisition pour la bouture PDAM_S3-1(B) (263 ppm) au détriment des clades B et C, et à la perte du clade C dans les boutures PDAM_S3-2(A) (400 ppm) et PCAC_S4-3(F) (2115 ppm) initialement composées du profil DC. Il a également été noté la disparition du clade A dans la boutures S3-A1, seul cas observé à T1, ainsi que l'apparition d'un nouveau profil ABC par acquisition du clade B dans la boutures PDAM_S3-F2.

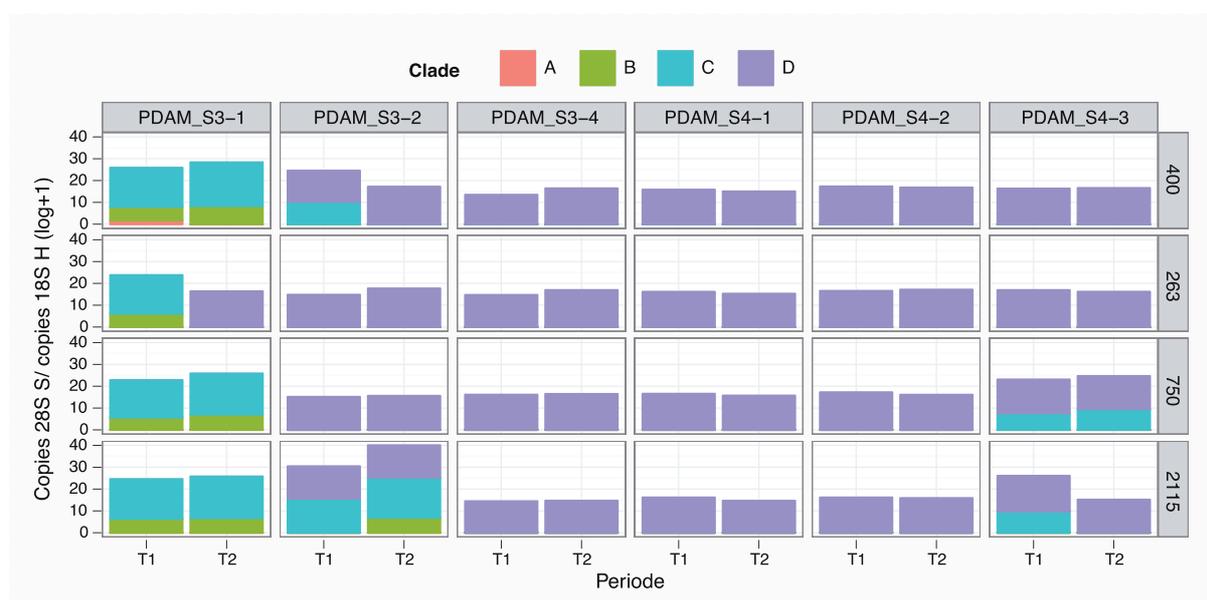


Figure 66 : Composition des communautés des clades de *Symbiodinium* en nombre de copies 28S par polype associées chez *P. damicornis*, analysées dans différentes boutures (A, B, D et F) provenant de six colonies mères distinctes (n=24 boutures), entre les périodes T1 et T2, soit après deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂. Les conditions de pCO₂ analysées sont indiquées à gauche de la figure en ppm.

V.1.2.3 *Acropora pulchra*

Après deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂ (Figure 67), la plupart des boutures ont montré une importante stabilité dans leur composition en clade de *Symbiodinium* (83%). Le nombre et la nature des combinaisons observées n'ont pas évolué, à savoir l'identification des profils A, AC, ABC, ABCD et ACD. Néanmoins, les différentes combinaisons ont évoluées en terme de fréquences, avec une augmentation de la combinaison majoritaire AC (+3 boutures: 46%) et de la combinaison ABC (+1 boutures, 21%), au détriment de la combinaison mono-clade A (-4 boutures : 17%). Ces changements de

proportions de profil sont dus à de nouvelles acquisitions de clades : (i) clade C dans les colonies APUL_S1-2 (*i.e.* condition de 263 ppm) et APUL_S1-3 (conditions 400 ppm et 2115 ppm) initialement composées de communautés de *Symbiodinium* mono-clade A, et (ii) clade B dans la colonie APUL_S1-4 initialement de profil AC (*i.e.* condition 263 ppm).

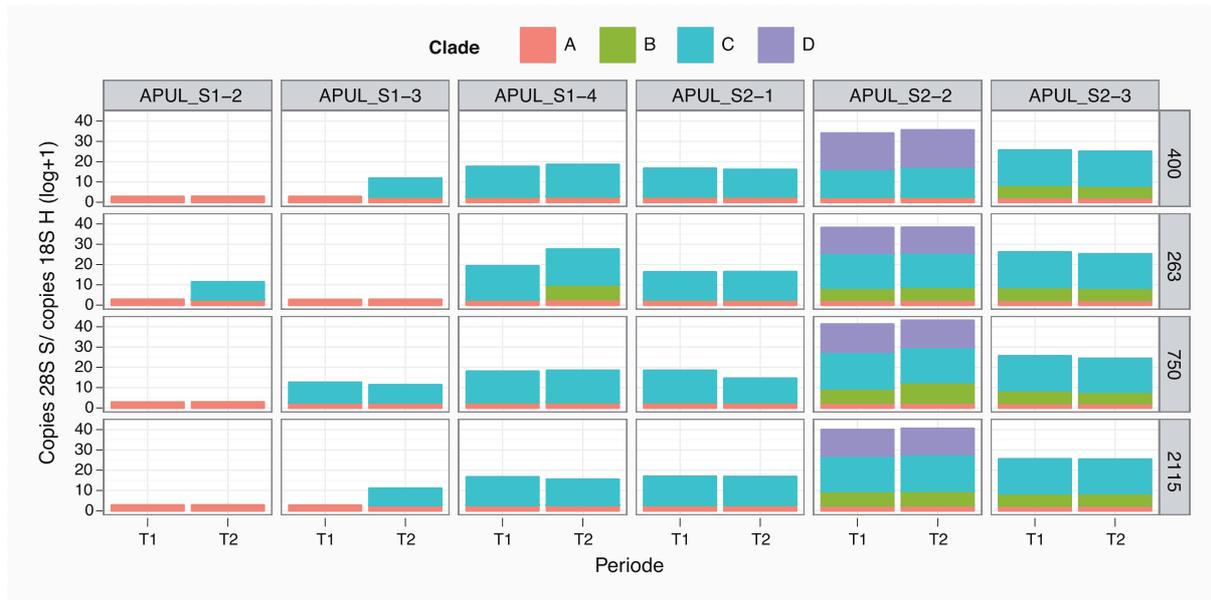


Figure 67 : Composition des communautés des clades de *Symbiodinium* en nombre de copies 28S par polype associées chez *A. pulchra*, analysées dans différentes boutures (A, B, D et F) provenant de six colonies mères distinctes (n=24 boutures), entre les périodes T1 et T2, soit après deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂. Les conditions de pCO₂ analysées sont indiquées à gauche de la figure en ppm.

V.1.2.4 *Porites rus*

Au temps T2, même si la combinaison dominante BC a été maintenue (Figure 68) voire diminuée (-11 boutures : 67%), quelques variations ont été observées, notamment la perte de la combinaison mono-clade D et l'apparition de la combinaison CD (+1 bouture). La période T2, compte aussi le recensement d'un nouveau profil AC (n=3) observé dans des colonies distinctes (*i.e.* PRUS_S1-1, PRUS_S1-5 et PRUS_S2-3) et dans des conditions de pCO₂ différentes (400, 263 et 750 ppm).

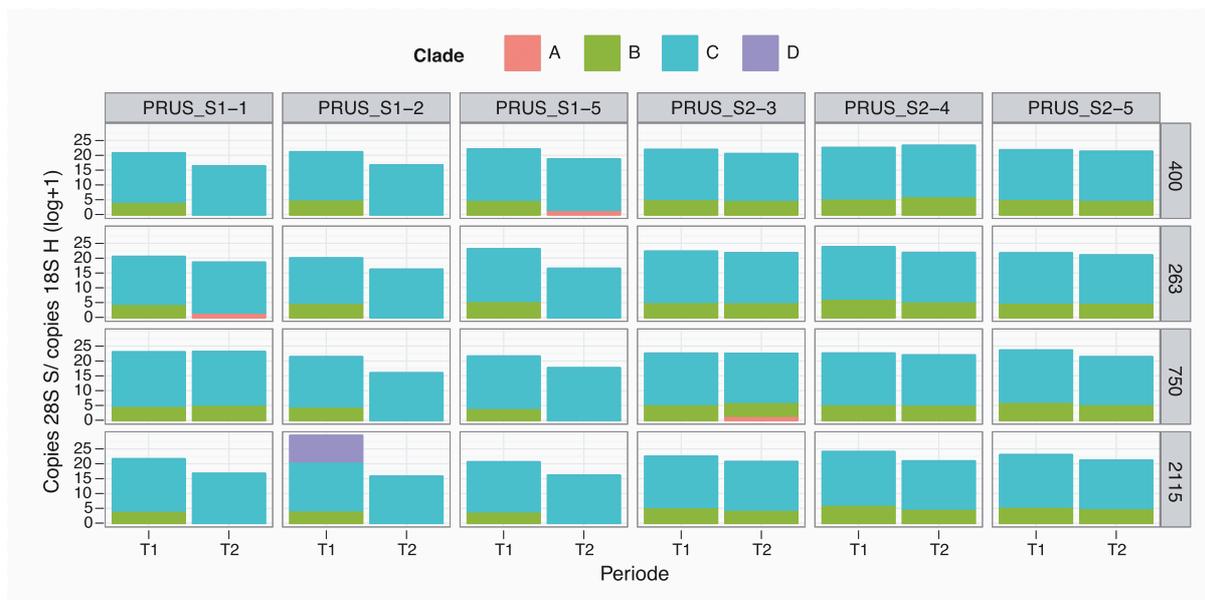


Figure 68 : Composition des communautés des clades de *Symbiodinium* en nombre de copies 28S par polype associées chez *P. rus*, analysées dans différentes boutures (A, B, D et F) provenant de six colonies mères distinctes (n=24 boutures), entre les périodes T1 et T2, soit après deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂. Les conditions de pCO₂ analysées sont indiquées à gauche de la figure en ppm.

V.2 Dynamique des clades de *Symbiodinium* en réponse au gradient de pCO₂

La dynamique des différents clades de *Symbiodinium* présents dans les boutures exposées au gradient de pCO₂ pour les quatre espèces de coraux, a été évaluée par l'analyse des deltas entre T2 et T1, basés sur le calcul de la différence des nombres de copies 28S normalisés par le nombre de copies 18S chez le polype, transformés en log+1. Pour chacun des clades, l'orientation des dynamiques positives ou négatives a été appréhendée, en considérant uniquement les clades initialement présents et non les cas de nouvelles acquisitions, considérées indépendamment.

V.2.1 *Pavona cactus*

Pour *P. cactus*, principalement associé à un profil BC, les observations sont les mêmes que celles décrites pour les deux espèces précédentes. Les variations individuelles des quantités de clade C et B montrent une importante hétérogénéité inter-colonie, pour une condition de pCO₂ donnée. Par exemple pour le clade C, des dynamiques négatives ou positives ont été observées à 750 ppm, au sein des boutures représentant des colonies PCAC_S3-2 et PCAC_S4-3, respectivement. Les variations des quantités de clade C n'ont

donc pas montré de lien selon les différentes conditions de pCO₂ (ANOVA : df=3, F=0.15, p=0.92).

La même observation est faite pour les quantités de clade B (ANOVA : df=3, F=2,27, p=0,13), à savoir des dynamiques hétérogènes selon les conditions de pCO₂ dépendant principalement de la colonie. Par exemple à 750 ppm, les quantités de clade B ont évoluées à la baisse pour PCAC_S3-1 et à la hausse pour PCAC_S4-3.

Le clade D, initialement détecté chez une seule (*i.e.* PRUS_S1-2 ;Figure 69) bouture a été perdu de l'association au temps T2. Cependant, étant donné la sous représentation de ce clade aucune tendance ne peut être évoquée.

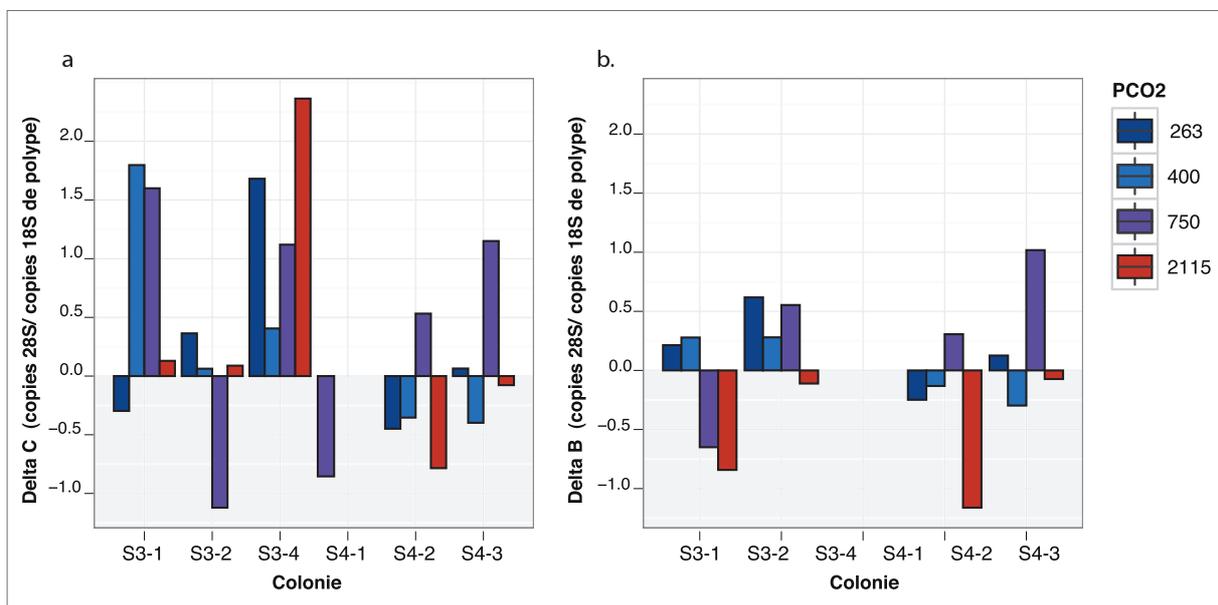


Figure 69 : Variations des quantités de *Symbiodinium* (copies 28S par unité de polype 18S) de clades a) C et b) B, chez *P. cactus* au sein des différentes colonies après deux semaines d'exposition aux conditions de pCO₂ en ppm.

Ainsi, la dynamique des clades décrite chez *P. cactus* ne montre pas de tendance générale avec un contexte environnemental particulier de pressions de pCO₂.

V.2.2 *Pocillopora damicornis*

L'espèce *P. damicornis* essentiellement associée au *Symbiodinium* clade D, excepté pour une des colonies étudiée (*i.e.* PDAM_S3-1 ; Figure 66), a montré une hétérogénéité des variations de quantités de ce clade non dirigée selon les conditions de pCO₂ du milieu (ANOVA sur rangs : df=3, F=0,82, p=0,52).

Sur les cinq colonies associées à du clade D, il en est ressorti des réponses spécifiques au niveau de l'hôte corallien, comme par exemple le cas des deux colonies où il a été observé une dynamique positive du clade D (*i.e.* PDAM_S3-2 et PDAM_S3-4), en opposition aux dynamiques négatives observées chez le reste des colonies (Figure 70).

Pour le clade C (Figure 70b), apparu comme potentiel clade majoritaire chez *P. damicornis*, mais observé seulement dans une colonie (*i.e.* PDAM_S3-1 ; Figure 66), a montré des dynamiques positives à chacune des conditions de pCO₂, à des amplitudes décroissantes le long du gradient (+2,15 unités log à 263 ppm, +1,68 unités log à 360 ppm, et +0,91 unités log à 2115 ppm). Néanmoins, la comparaison avec la colonie PDAM_S3-2 où il y a eu acquisition du clade D à 2115 ppm, indique un effet non dirigé de cette concentration.

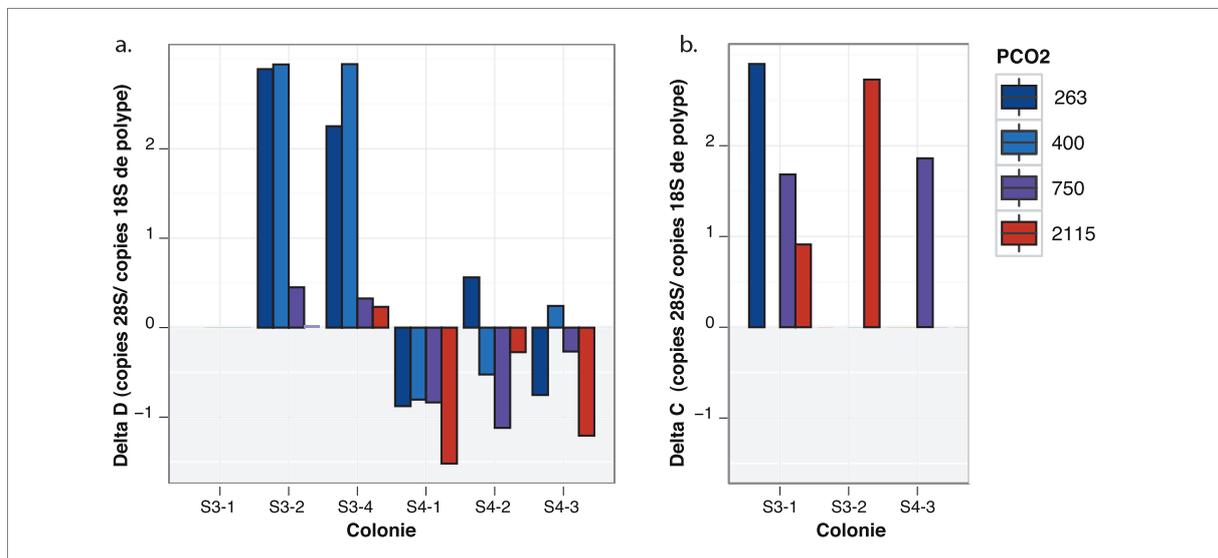


Figure 70 : Variations des quantités de *Symbiodinium* (copies 28S par unité de polype 18S) de clades a) D et b) C, chez *P. damicornis* au sein des différentes colonies après deux semaines d'exposition aux conditions de pCO₂ en ppm.

Ainsi donc, les communautés de *Symbiodinium* associées à *P. damicornis*, ont montré comme pour l'espèce *P. cactus* vue précédemment, aucunes réponses de dynamique liées à l'augmentation de la pCO₂.

V.2.3 *Acropora pulchra*

Etant donné la diversité en profils et en clades plus importante chez *A. pulchra*, une première approche par une analyse en composantes principales est effectuée sur les variations des quantités de clades A à D (Figure 71). L'axe 1 (36,6% de la variance totale) indique une

corrélation des variations de quantités de clades A (dA), C (dC) et D (dD). L'axe 2 (29.7%), montre que malgré sa faible occurrence, les quantités du clade D sont opposées à celles des clades A et B. D'après les interactions entre ces variables, une discrimination par pCO₂ et par profil (représentation en ellipses) met en évidence l'absence d'une tendance générale dans la dynamique des clades A-D, en réponse au changement des conditions du milieu. L'opposition sur l'axe 1 des variations des quantités des clades A, C et D entre les conditions de pCO₂ à 400 ppm et 750 ppm, n'est due qu'à quelques cas spécifiques de dynamique, comme par exemple pour la bouture APUL_S1_3 qui a acquis du clade C *via* l'environnement (Figure 67). De même la condition à 263 ppm se distingue sur l'axe 2, par un cas unique d'acquisition de clade B (*i.e.* APUL_S1-4 ; Figure 67).

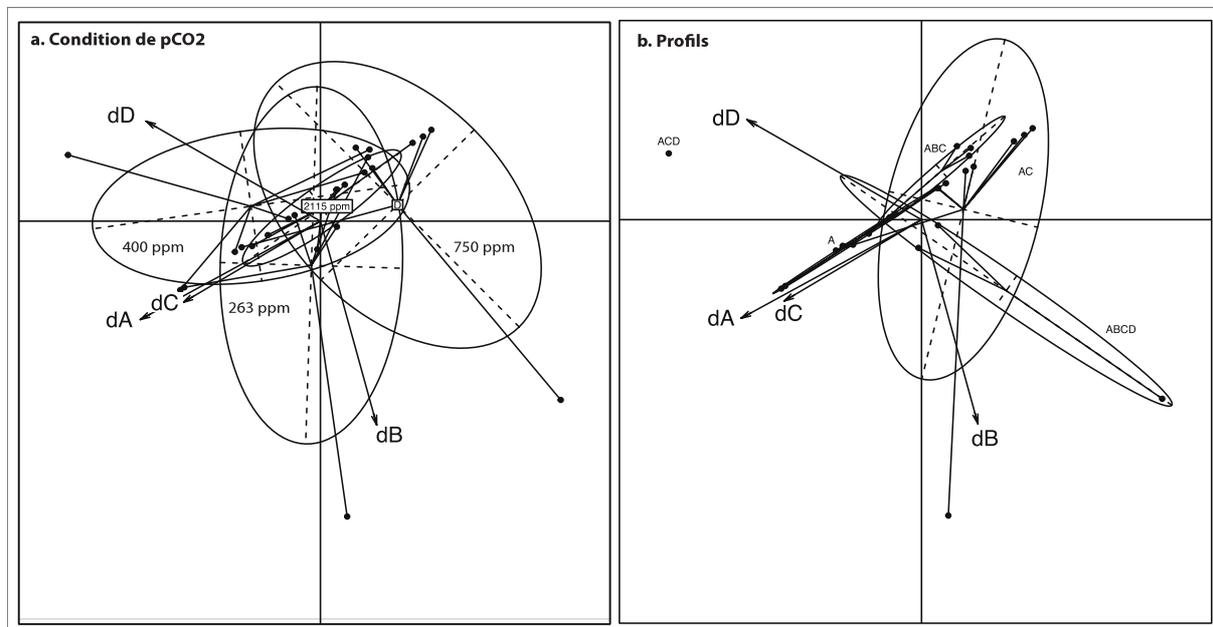


Figure 71 : Analyse en composantes principales (ACP) de la dynamique des clades A-D après deux semaines d'exposition à un gradient de pCO₂ chez *A. pulchra*, par regroupement: a) selon les conditions de pCO₂, et b) selon les profils sur les axes 1-2.

En complément de ces observations, les variations individuelles, par colonie, des principaux clades A et C, sont représentées dans la Figure 72. Pour le clade A, on observe des variations de quantités hétérogènes entre colonies, sans influence des conditions de pCO₂ (ANOVA : df=3, F=2,6, p=9,12), ou d'un profil initial donné (df=4, F=2,37, p=0,14). Par exemple, on retrouve pour des mêmes conditions de pCO₂ à 750 ppm et 2115 ppm des dynamiques positives pour la colonie APUL_S1-2 et à l'inverse négatives pour la colonie APUL_S1-3.

Concernant le clade C, deuxième clade le plus représenté chez cette espèce, aucune tendance de dynamique n'a été observé sous l'effet des différentes pCO₂ (KW : df=3, K=4,2, p=0,24). Par exemple la colonie APUL_S1-3 indique une dynamique positive en clade C, dans deux conditions extrêmes à 400 ppm et 2115 ppm. De même, l'observation de trois nouvelles acquisitions de ce clade *via* le milieu extérieur ont pu être enregistrée (cas de *switching* : dC>8) à différentes conditions de pCO₂ et cela dans des quantités proches comprises entre 4.10³ et 7.10³ copies 28S/copies 18S polype.

Enfin, concernant le clade D présent chez une seule des colonies (*i.e.* APUL_S2-2), et donc difficilement interprétable, les quantités de ce clade ont doublé en condition contrôle à 280 ppm et ont réduit de moitié en condition de 750 ppm.

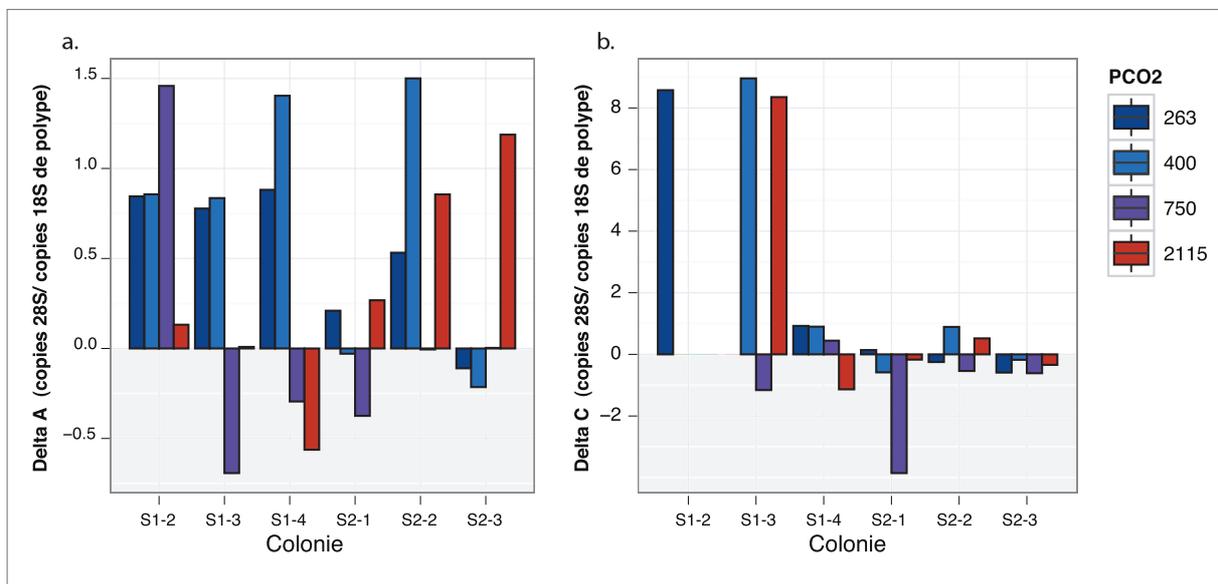


Figure 72 : Variations des quantités de clades de *Symbiodinium* (copies 28S par unité de polype 18S) de clades : a) A et b) C, chez *A. pulchra* au sein des différentes colonies, après deux semaines d'exposition aux différentes conditions de pCO₂ en ppm.

Les communautés de *Symbiodinium* associées à *A. pulchra*, ont montré comme pour les deux autres espèces vues précédemment, aucunes réponses de dynamique liées à l'augmentation de la pCO₂.

V.2.4 *Porites rus*

Pour *P. rus*, l'analyse des variations individuelles de quantités de clades C ou B, partant de boutures homogènes car toutes associées à des profils BC, indique une tendance

générale de dynamique négative pour ces deux clades (Figure 73), quel soit la pCO₂ donnée. Néanmoins, l'amplitude des variations des quantités de clade C ne montrent aucun lien avec une pCO₂ donnée (ANOVA : df : 3, F=2,61, p=0,1), dû à une importante hétérogénéité inter-colonie. Par exemple, la plus grande variation de quantité de clade C a pu être observée à 2115 ppm pour la colonie PRUS_S2-4, ou en condition de pCO₂ contrôle à 400 ppm pour la colonie PRUS_S2-3.

Pour le clade B, les variations négatives de leurs quantités n'ont pas montré de corrélation avec une condition de pCO₂ particulière (ANOVA sur rangs : df=3, F=1,39, p=0,31) ou avec les nouveaux profils acquis à T2 (df=1, F=1,3975, p=0,27). Par exemple, en condition de pCO₂ à 750 ppm, les colonies ont montré des variations de quantités les plus faibles pour PRUS_S2-4, intermédiaires pour PRUS_S2-3 et les plus fortes pour PRUS_S2-5. Concernant les évènements de pertes du clade B, dans 50% des boutures, il s'avère qu'ils aient été communs à toutes les boutures d'une même colonie (*i.e.* PRUS_S1-1, PRUS_S1-2 et PRUS_S1-3) et donc provoqué indépendamment des différentes pCO₂. Un remplacement du clade B a pu être observé de façon ponctuelle par le clade A d'origine extrinsèque (*i.e.* PRUS_S1-1 exposée à 750 ppm).

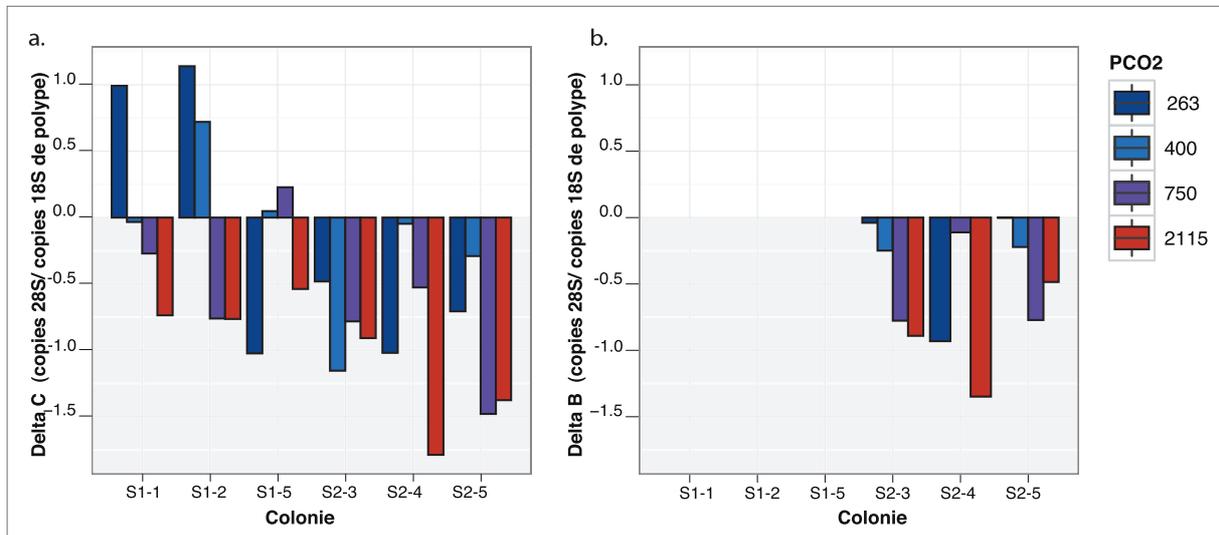


Figure 73 : Variations des quantités de *Symbiodinium* (copies 28S par unité de polype 18S) de clade : a) C et b) B, chez *P. rus* au sein des différentes colonies après deux semaines d'exposition aux conditions de pCO₂ en ppm.

De même que pour toutes les autres espèces, les communautés de *Symbiodinium* associées aux *P. rus* n'ont pas montré de tendance spécifique selon les conditions distinctes de pCO₂.

De manière générale, le gradient de pCO₂ n'a entraîné aucun changement majeur et consensuel sur la physiologie des coraux et la diversité et la dynamique des clades de *Symbiodinium* associés.

VI Lien entre les communautés de *Symbiodinium* et les propriétés physiologiques de coraux exposés à différentes pCO₂

De la même façon que l'analyse ACP effectuée en période T1 (**partie III.2**), après les deux semaines d'exposition au gradient de pCO₂, le lien entre les communautés de *Symbiodinium* (*i.e.* diversité et composition des différents clades A-D) et les propriétés physiologiques a pu être effectué seulement sur les six colonies, représentées par 4 boutures/clones pour les différentes espèces coralliennes (N=24 boutures/espèces), testées en qPCR. Les teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂, ainsi que les densités de *Symbiodinium* ont été ajoutées à cette analyse, sachant que l'effet du gradient de pCO₂ a été analysé précédemment comme non effectif sur ces différents paramètres.

La première composante de l'ACP indique en axe 1 (33,02% de la variance totale) une forte opposition des quantités de clade D avec celles des clades C et B ainsi qu'avec les teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂, exprimées par la densité de *Symbiodinium* (ChlaCell et Chlc2Cell), la biomasse des tissus coralliens (ChlaPS et Chlc2PS), et les performances photosynthétiques (F₀, F_m et F_v/F_m de jour et de nuit). De la même façon qu'en période T1, cette première composante expose les fortes corrélations entre les clades C et B et de plus fortes teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂ (normalisées par la densité de cellules de *Symbiodinium*, ou par le poids sec des tissus coralliens) ainsi que de plus fortes performances photosynthétiques (F₀, F_m et F_v/F_m). Indépendamment, sur la deuxième composante (18,5%) les quantités de clade A et C et le rapport F_v/F_m ainsi que les densité de *Symbiodinium* normalisées par la biomasse (ZooxlgPS), s'opposent aux quantités de clade D, à la fluorescence minimale (F₀) et aux teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂ (*c.f.* normalisés par le nombre de *Symbiodinium* ChlaPS et Chlc2PS et/ou la biomasse ChlaPS et Chlc2PS et, respectivement). Le lien entre le clade A et les performances photosynthétiques n'a donc pas changé en période T2. La 3^{ème} composante (14,52%) représente majoritairement la quantité de clade C, associée à celles des clades B et A et au rapport F_v/F_m, en opposition avec la

quantité de clade D et de teneurs en chlorophylles *a* (ChlaPS) et *c*₂ (Chlc2PS) par normalisation de la biomasse et de la densité de *Symbiodinium* (ZooxmgPS). Indépendamment des deux autres axes, un troisième lien peut-être émis entre la présence des clades C et B et les faibles densités de *Symbiodinium* et de teneurs en chlorophylles (*a* et *c*₂).

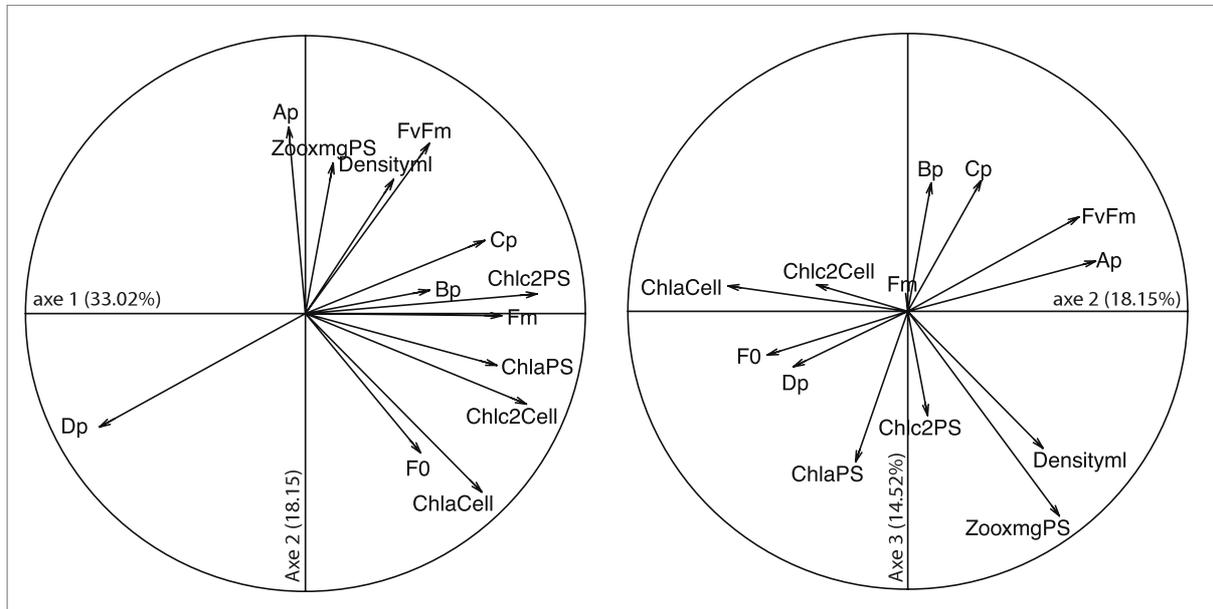


Figure 74 : Analyse en composantes principales (ACP) utilisant les quantités des clades A-D en nombre de copies 28S au sein des polypes, et les propriétés physiologiques de fluorescence chlorophyllienne identifiées à T2, soit deux semaines après exposition au gradient de pCO₂, sur les axes 1-2 et 2-3.

Les discriminations par espèces, profils et clades dominants indiquent comme pour la période T1, l'importance du clade D chez *P. damicornis*, caractérisée par de faibles teneurs en pigments chlorophylliens *a* et *c*₂, et principalement de profils D et CD. A l'opposé, l'espèce *P. rus* dominée par le clade C, avec des profils BC et C, indique les plus fortes compositions en chlorophylles *a* et *c*₂. De composition proche, avec une dominance du clade C principalement sous le profil BC, *P. cactus* présente des caractéristiques proches mais à moindre échelle, la présence du clade D étant possible. Enfin, le clade A, dominant chez *A. pulchra*, présente les mêmes caractéristiques spécifiques, observées en période T1, à savoir de fortes performances photosynthétiques (Fv/Fm), liées à de fortes densités de *Symbiodinium* par poids de tissus corallien sec (ZooxmgPS) faiblement composées de pigments chlorophylliens *a* (ChlaCell). Associées à d'autres clades, comme les clades B ou C, ces caractéristiques n'évoluent pas. En revanche dans des profils impliquant une association du

clade A avec du clade D, ACD ou ABCD, les caractéristiques physiologiques se rapprochent fortement de celle du clade D, soit peu performantes.

Finalement, après deux semaines dans des contextes environnementaux contrôlés à différentes $p\text{CO}_2$ les propriétés physiologiques des espèces coralliennes et de leurs communautés de *Symbiodinium* sont restées inchangées. De plus, les associations des colonies à des profils particuliers en clades n'ont globalement pas changés autant qualitativement que quantitativement, face à des concentrations de $p\text{CO}_2$ extrêmement distinctes.

Chapitre V Discussion générale & perspectives

Cette thèse avait pour objectif de mieux comprendre la dynamique et la flexibilité des clades de *Symbiodinium*, dominants et/ou cryptiques, chez des espèces coralliennes de sensibilités et de biologies variées, mécanismes à l'origine de « l'hypothèse du blanchissement adaptatif ». Ces mécanismes ont été étudiés dans des conditions naturelles, contrastées et variables au cours d'un suivi-spatio temporel bimestriel de 18 mois et dans des conditions contrôlées. Afin de répondre et d'étudier ces mécanismes une méthode sensible par PCR en temps réel a été adaptée (cf. Yamashita *et al.* 2011) pour permettre une détection des clades de *Symbiodinium* présents à l'état de trace dans le polype (seuil de détection $\sim 100^{\text{aines}}$ de copies 28S, équivalent à une cellule). Cinq espèces coralliennes représentant quatre genres communs du Pacifique ont été étudiées. Les résultats obtenus durant cette thèse sont discutés et articulés selon quatre axes majeurs, traitant : i) de la nature flexible et dynamique des associations corail-*Symbiodinium*, ii) du contrôle de cette association par l'hôte, iii) de l'influence des conditions environnementales, et iv) du rôle de cette association sur la santé du corail.

I Nature flexible et dynamique des associations corail-*Symbiodinium*

I.1 Flexibilité des associations corail-*Symbiodinium*

Sur un aspect uniquement qualitatif, l'approche par qPCR a permis de détecter pour l'ensemble de ces espèces coralliennes la possibilité d'être associée à quatre clades de A à D, à l'exception de l'espèce *P. cactus* qui n'a pas montré d'association avec le clade A. Ces résultats confirment l'importance des clades A-D chez les coraux, déjà décrits comme étant les principaux clades associés aux scléactiniaires (Rowan et Powers 1991 ; Van Oppen *et al.* 2005). De plus, cela conforte la description du clade F comme étant rarement associé aux coraux, ainsi que l'absence du clade E chez ces organismes (e.g. LaJeunesse 2001 ; Baker 2003 ; Pochon et Gates 2010). Néanmoins, l'identification du clade B au sein des cinq espèces étudiées durant cette étude est pour la première fois répertoriée à l'échelle de la Polynésie et plus précisément de Moorea (Magalon *et al.* 2007 ; Putnam *et al.* 2012). En effet, les travaux récents de Putnam *et al.* (2012) menés à Moorea sur un large spectre d'espèces coralliennes (*i.e.* 34 réparties en 14 genres), dont celles étudiées durant cette thèse, ont permis de mettre à jour l'importance de la diversité des *Symbiodinium* A, C et D associés aux coraux. Cependant, malgré cet effort d'échantillonnage important effectué à différentes localisations

du récif (*i.e.* frangeant, lagon, barrière), ces travaux n'ont jamais décelé le clade B. Cette détection du clade B lors de notre étude est vraisemblablement due à l'emploi de la technique qPCR, la technique de clonage utilisée par Putnam *et al.* (2012) ne permettant pas de déceler les clades à l'état de trace. Ceci est en accord avec les travaux de Silverstein *et al.* (2012) qui a comparé la technique de qPCR par rapport à des techniques plus conventionnelles. Dans notre cas, identifié à l'état de trace (entre 150 et 2000 copies 28S/ copies 18S de polype), le clade B a pu être observé la plupart du temps de manière sporadique (*i.e.* *P. damicornis*, *P. cactus*, *A. pulchra* et *A. cytherea*), mais surtout dans le cas précis de *P. rus* comme clade fidèle au partenariat corail-algue. La présence de ce clade en association avec plusieurs espèces coralliennes avait déjà été rapportée dans d'autres régions comme en Australie ou dans les Caraïbes (e.g. Coffroth *et al.* 2010 ; Silverstein *et al.* 2012).

Comme pour le clade B, le clade A a pu être détecté alors qu'il était plutôt décrit comme commun aux coraux des Caraïbes plutôt qu'à ceux du Pacifique (Baker 2003 ; LaJeunesse 2004a ; Silverstein *et al.* 2012). Ce résultat original conforte cette fois-ci l'étude de Putnam *et al.* (2012).

Le clade C est décrit comme lignée dominante chez les coraux du Pacifique (Stat *et al.* 2009 ; LaJeunesse 2005 ; LaJeunesse *et al.* 2003, 2004a,b ; Abrego *et al.* 2009), avec une centaine de sous-clades différents (LaJeunesse 2005 ; Pochon *et al.* 2007 ; LaJeunesse *et al.* 2010), il n'est donc pas surprenant de l'avoir retrouvé aussi fréquemment dans cette étude. De même, la détection répétée du clade D dans les cinq espèces coralliennes coïncide avec sa large répartition pandémique (Stat et Gates 2011). Toutefois, alors qu'il est décrit comme peu fréquent et souvent retrouvé à l'état de trace chez *Acropora* et *Pocillopora* (LaJeunesse 2005 ; Pochon *et al.* 2006, 2007 ; LaJeunesse *et al.* 2010), il a régulièrement été identifié comme clade dominant lors de cette étude.

Ainsi, on a pu retrouver jusqu'à quatre de ces clades chez un même hôte corallien, pouvant constituer au maximum quinze profils théoriques de communités de *Symbiodinium*. Parmi ces profils potentiels, douze ont pu être détectés. Seuls les profils mono-clade B et multi-clades AB et ABD n'ont pas été identifiés. L'absence du clade B en tant que clade unique chez les coraux pourrait suggérer une relation symbiotique peu bénéfique ou insuffisante pour l'hôte. Il a par exemple été décrit, comme sensible à la température, ce stress induisant une diminution des capacités photosynthétiques et/ou de la croissance des algues (e.g. Kinzie *et al.* 2001 ; Robison et Warner 2006). Cela pourrait expliquer la nécessité d'être présent dans des associations multi-clades. Aussi, une étude élargie, à d'autres espèces et

d'autres genres coralliens, voire à d'autres invertébrés marins (e.g. cnidaires, plathelminthes, mollusques) permettrait de confirmer cette incapacité. En revanche, les trois autres clades A, C et D, ont pu être observés en tant que clade unique d'une communauté de *Symbiodinium* associé à un corail, celle avec le clade C étant la plus rare.

Néanmoins, la majorité des communautés symbiotiques identifiées étaient de nature multiple, représentant environ 80% chez *A. cytherea*, 70% chez *A. pulchra*, 85% pour *P. cactus*, et de manière exclusive 100% chez *P. rus*, des communautés étudiées. À l'inverse chez *P. damicornis* cette nature multiple d'association n'a représenté que 10% des cas observés, 90% présentant une association unique avec des *Symbiodinium* de clade D.

Ces résultats, bien que non exhaustifs car n'intégrant pas tous les clades, relativisent la classification actuelle des coraux du genre *Pocillopora* en tant que généraliste et du genre *Porites* caractérisé de spécialiste.

En effet, *P. damicornis*, décrit comme genre généraliste avec les clades B, C et D (LaJeunesse *et al.* 2012 ; Fabina *et al.* 2012 ; Putnam *et al.* 2012, Silverstein *et al.* 2012), a présenté une fidélité à s'associer uniquement avec des *Symbiodinium* du clade D, avec la présence sporadique des autres clades. De la même manière, la notion de spécialiste pour le genre *Porites* est remise en cause, étant décrit à ce jour comme associé strictement avec le clade C, voire plus spécifiquement au type C15 (LaJeunesse *et al.* 2003; Stat *et al.* 2008b ; Fabina *et al.* 2012 ; Putnam *et al.* 2012). Or, nos résultats ont montré chez *P. rus* une association obligatoire, stable et durable, avec les clades C et B simultanément, ce dernier étant toujours présent, mais à l'état de trace. Cependant, en plus du profil BC, permanent chez cette espèce, d'autres clades ont été détectés, sur des périodes transitoires : (i) moyennes (≤ 6 mois) dans des sites particuliers (e.g. récifs frangeants Li et V3), avec le clade A, ou (ii) courtes (≤ 2 mois) encore avec le clade A ou plus rarement avec le clade D. Malgré la possibilité chez ces deux espèces d'acquérir les 4 clades principaux A-D, les classant alors de généraliste, *P. damicornis* et *P. rus* montrent cependant une importante stabilité, avec respectivement, un unique et même clade et deux clades.

Cette constance à un profil particulier, de un ou plusieurs clades, à l'échelle de l'espèce, peut les caractériser de 'profil fidèle', en opposition à des espèces à 'profil infidèle' qui présentent des variations de profils à l'échelle inter-colonie. Par exemple, les deux espèces d'*Acropora*, ont montré une variabilité intra-spécifique et une flexibilité d'association avec l'ensemble des clades, sous des profils stables, mais différents, A, AD principalement chez *A. cytherea*, et A, AC, ABC ou ABCD pour *A. pulchra*. Ceci va dans le sens d'une caractérisation de ces

espèces d'*Acropora* en tant qu'espèce au 'profil infidèle'. Toutefois, au niveau des clades, le clade A est présent dans plus de 95% des colonies d'*Acropora*. Cette association privilégiée du clade A au genre *Acropora* concorde avec d'autres études qui suggèrent même une spécificité de cette association clade-genre corallien (Loh *et al.* 1998 ; Darius 2000 ; van Oppen *et al.* 2001b; LaJeunesse *et al.* 2003, 2004a, 2009, 2010b). Cette spécificité à un clade est observable pour toutes les espèces coralliennes, pouvant être définie ici comme 'clade fidèle'. Ainsi selon cette nouvelle nomenclature, l'espèce *P. cactus* qui est associée systématiquement au clade C, est décrite comme 'clade fidèle' sous différents profils le qualifiant de 'profil infidèle'.

Un lien avait été suggéré entre le mode de transmission des symbiotes, vertical ou horizontal et la classification généraliste/spécialiste (Fabina *et al.* 2012). Le profil fidèle D de *P. damicornis* et BC de *P. rus* peut découler de leur mode de transmission verticale, décrit comme favorable à une spécialisation des symbiotes (Fabina *et al.* 2012). Un tel degré d'intimité symbiotique serait favorable au *fitness* de l'holobionte à travers la co-évolution des partenaires fidèles (Palmer *et al.* 2003 ; Lesser *et al.* 2013), suggérant: (i) une adaptation génétique commune symbiote-corail, augmentant les performances de l'holobionte (Lesser *et al.* 2013), et (ii) un affranchissement de l'acquisition des *Symbiodinium* via l'environnement qui au contraire nécessite la recherche d'un profil optimum au *fitness* de l'hôte (Herre *et al.* 1999; Sachs *et al.* 2011). Ainsi, le 'profil fidèle' serait favorisé par une transmission par voie maternelle, alors que le 'profil infidèle' résulterait d'une voie de transmission horizontale, nécessitant une recherche efficiente de *Symbiodinium* au stade larvaire. Cette voie de transmission favoriserait une transmission de symbiotes plus généraliste (Douglas 2003).

I.2 Dynamique des associations corail-*Symbiodinium*

Bien que, comme précédemment décrit, les coraux aient montré des associations préférentielles avec des compositions de communautés de *Symbiodinium* spécifiques, des modifications ponctuelles de ces assemblages ont pu être observées au sein d'un hôte corallien. Cette observation reflète l'existence d'une dynamique en clades chez les coraux. Les deux voies de modifications des communautés de *Symbiodinium* associées à un hôte coralliens, *shuffling* et *switching*, ont été observées lors de cette étude.

Le switching- L'acquisition et/ou la perte de clades entre deux échantillonnages consécutifs ont été fréquemment observées chez les différents hôtes coralliens (e.g. échelle du mois ou de la semaine). Ces acquisitions peuvent provenir à la fois de la colonne d'eau ou des sédiments, sources importantes et diversifiées de *Symbiodinium* pour les coraux (Mannings et Gates 2008 ; Littman *et al.* 2008 ; Adams *et al.* 2009). Ainsi, pour la première fois, le *switching* en condition naturelle chez les sclérouctiniaux adultes est démontré et cela pour les différentes espèces coralliennes et les différents clades étudiés. Jusqu'à ce jour, les capacités d'acquisition et d'intégration de nouveaux clades *via* l'environnement extérieur, n'avaient été démontrées que chez les octocoralliaires (Lewis et Coffroth 2004), les anémones (Kinzie *et al.* 2001), ou les coraux en conditions contrôlées par une inoculation forcée et restreinte à certains types de *Symbiodinium* (e.g. Coffroth *et al.* 2010). De plus, les acquisitions observées durant le suivi ont toutes été transitoires, sur une période générale de 2 mois avant leur perte. Toutefois, pour l'espèce *P. rus* des acquisitions stabilisées sur 6 mois ont été observées avec le clade A.

Ces acquisitions/pertes répétées rendent compte d'une dynamique constitutive chez les coraux, leur permettant d'entretenir un apport de différents clades environnants. L'importance et la fréquence de ces acquisitions ponctuelles pourrait être évaluée sur des échelles de temps plus courtes, comme par exemple sur des cycles journaliers. De plus, une approche complémentaire pourrait être effectuée par un suivi en parallèle de la diversité des *Symbiodinium* dans le milieu environnant.

Le 'shuffling'- Ce mécanisme est décrit (e.g. Buddemeier et Fautin 1993 ; Baker 2003) comme une inversion d'un sous-clade initialement dominant par un sous-clade présent à l'état de trace, en réponse à un stress environnemental. Les observations du suivi spatio-temporel, mettent en évidence le *shuffling*, pour les espèces *A. cytherea*, *A. pulchra*, *P. rus* et *P. cactus*, et ce dans des conditions naturelles. En revanche, pour *P. damicornis* le *shuffling* n'a pas été observé, vraisemblablement en raison de ces associations privilégiées avec des communautés de *Symbiodinium*, mono-clade D. Toutefois, il faut souligner que la méthode utilisée pour l'identification des *Symbiodinium* dans cette étude s'est limitée au clade, ce qui n'exclut pas un *shuffling* possible à un niveau sous-clade D.

Ce mécanisme a été la plupart du temps relaté dans des conditions particulières de stress thermique (e.g. Rowan 2004), d'évènements de blanchissement corallien (e.g. 2004 ; Thornill *et al.* 2006 a, b) ou de blanchissement dû à un effet de transplantation (Berkelmans et van Oppen 2006). Elles ont souvent mis en évidence la présence du clade D, comme clade

cryptique (e.g. Mieog *et al.* 2007 ; 2009a), étant thermo-tolérant et donc souvent favorisé par rapport au clade C dans un cas de stress thermique. Dans cette étude le potentiel de *shuffling* est élargi à d'autres lignées de *Symbiodinium*, telles que le clade B (*i.e.* *P. rus* et *P. cactus*) ou le clade A (*i.e.* *A. cytherea*, *A. pulchra*), présents en plus faible quantité dans les communautés de *Symbiodinium*. En revanche, pour les espèces étudiées, le clade D n'a été que très rarement détecté en tant que clade cryptique, étant la plupart du temps dominant chez *A. cytherea*, *P. damicornis*. Etant donné, la description du clade D comme clade tolérant au stress et l'absence de ce clade pour les autres espèces étudiées ici, on pourrait se demander si la présence des clades cryptiques A ou C présente une chance d'acclimatation pour le corail ?

Comme pour le clade D, il serait envisageable de mesurer l'intérêt des autres clades en tant que clade cryptique (A, B et C), notamment pour le clade B qui est retrouvé systématiquement chez *P. rus*, espèce résistante aux conditions environnementales. Pour cela, des expositions contrôlées, de coraux de différents profils, à différents stress (e.g. température, sédimentation), pourraient élargir les connaissances sur la physiologie de ces clades en tant que symbiote.

Ces données, en particulier la possibilité pour les coraux de s'associer avec les 4 clades, pourrait laisser croire que les différents mécanismes cellulaires, décrits actuellement comme responsables du contrôle du partenariat avec des *Symbiodinium* spécifiques (Weis *et al.* 2001 ; Wood-Charlson 2006 ; Dunn 2009 ; Dunn et Weis 2009), ne soient pas totalement efficaces. Pourtant, malgré ces possibilités d'associations avec multiples clades, cette hypothèse est peu plausible du fait que les espèces montrent des fidélités spécifiques pour des clades en particulier, voire excluent certains clades comme le clade F ayant pourtant été identifiés dans la colonne d'eau (*comm. pers.*, Bonneville C). De même, l'observation d'un profil stable à l'échelle de la colonie rejoint d'autres études ayant également observé une importante stabilité des communautés de *Symbiodinium* (e.g. Stat *et al.* 2009). L'ensemble de nos observations suggère au contraire un contrôle important de l'hôte dans l'établissement de son partenariat avec des lignées d'algues endosymbiontiques particulières.

II Contrôle par l'hôte de l'association corail-*Symbiodinium*

Dans des conditions normales de symbiose, les densités de *Symbiodinium* chez les coraux seraient régulées pour atteindre un état d'équilibre (Muscatine *et al.* 1989), permettant

aux deux partenaires de s'apporter leurs bénéfices respectifs. Cet équilibre suggère l'existence de facteurs intrinsèques et extrinsèques qui peuvent potentiellement réguler la densité des algues pour maintenir un état optimal. Plusieurs mécanismes de perte des algues sont bien renseignés dans la littérature (e.g. review de Wooldridge 2010 ; Fransolet *et al.* 2012), comme par exemple, par une expulsion directe (Baghdasarian et Muscatine 2000 ; Yamashita *et al.* 2011) ou par une dégradation à l'intérieur des tissus (e.g. nécrose ou apoptose de la cellule hôte, digestion vacuolaire et exocytose ; Wooldridge *et al.* 2010).

Durant cette étude, la quantification des clades de *Symbiodinium* au sein des colonies a permis de mettre en évidence un contrôle important du partenariat entre l'hôte et ces algues photosynthétiques. En effet, il a été démontré une régulation de leurs quantités (nombre de copies 28S/18S de polype) dans des gammes de proportions propres à l'hôte corallien. Ce contrôle quantitatif de clades, propre à chaque colonie, est qualifié de 'signature symbiotique'. L'espèce *A. cytherea* est un exemple frappant d'une importante flexibilité ('profil infidèle'), avec des 'signatures symbiotiques' distinctes, régulées et maintenues selon l'hôte. Cette observation de régulation est également retrouvée chez les deux autres espèces étudiées, de 'profils fidèles', *P. rus* et *P. damicornis*. Ainsi, ces résultats confortent l'hypothèse d'une régulation de la densité en *Symbiodinium* (review Wooldridge *et al.* 2010) et semblent démontrer une régulation fine, propre à chacun des clades de *Symbiodinium* dans un contexte génétique donné.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises quant aux mécanismes possibles pouvant être mis en œuvre pour arriver à un tel maintien de stabilité symbiotique, soit par l'hôte soit par les *Symbiodinium*.

Le processus d'acquisition des *Symbiodinium* a été plusieurs fois étudié chez les coraux juvéniles et est décrit comme initialement non sélectif envers des types particuliers de zooxanthelles (Coffroth *et al.* 2001 ; Little *et al.* 2004 ; Gomez *et al.* 2008 ; Abrego *et al.* 2009), la spécificité étant acquise ultérieurement au cours de l'ontogénie. Ainsi, *a posteriori*, des mécanismes de sélection spécifiques sont décrits et proposés comme effectifs une fois les *Symbiodinium* passés la cavité gastrovasculaire (Fransolet *et al.* 2013), *via* un système de reconnaissance de l'hôte effectué par des récepteurs membranaires, telles les lectines (e.g. PdC-Lectin ; Vidal-Dupiol *et al.* 2009) et/ou des Rab protéines (Chen *et al.* 2005). Ces protéines constituant une famille très diversifiée (Kvennefors *et al.* 2008), il est envisageable qu'elles soient, soit spécifiques d'un clade ou sous-clade particulier de *Symbiodinium*, soit

multi-clades. Ces deux types de récepteurs ne sont pas mutuellement exclusifs, mais impliquent des régulations différentes.

Récepteurs clade spécifiques ?

L'absence d'association au clade A pour *P. cactus*, ainsi que l'absence du clade F, présent dans la colonne d'eau, mais absent dans les coraux suivis, renforce l'hypothèse de récepteurs spécifiques.

Ainsi le contrôle du profil des communautés de *Symbiodinium* (qualitatif) dépendrait de l'expression ciblée des gènes de l'hôte codant leurs récepteurs spécifiques. La 'signature symbiotique' de l'hôte (quantitatif) serait quant à elle dépendante des niveaux d'expression de ces mêmes gènes et de l'activité de leurs produits géniques (les récepteurs). Cette hypothèse permet de rendre compte des différents phénomènes observés comme le relargage préférentiel d'un clade particulier de *Symbiodinium* lors d'un événement de blanchissement corallien (Yamashita *et al.* 2011). De même, chez les anémones, il a été montré une perte sélective de *Symbiodinium* contrôlée par la protéine, ApRab11, qui aurait une fonction de fixation avec les *Symbiodinium* de « non intérêts », menant à terme à une dégradation du complexe cellulaire (Chen *et al.* 2005). Ces voies et mécanismes peuvent rendre compte de toutes nos observations.

Récepteurs multi-clades ?

Dans le cas de récepteurs multiples, il pourrait être envisagé qu'il y ait une compétition inter-clades et intra-clades, pour ceux ayant pu interagir avec le récepteur, au sein de l'hôte corallien. Cette compétitivité interspécifique chez les *Symbiodinium* a déjà été évoquée dans plusieurs études (Moulder 1979; Coffroth *et al.* 2001; LaJeunesse 2005). Notamment Pinzon et LaJeunesse (2011) ont montré chez *Pocillopora* spp. des associations strictes avec des sous-clades particuliers appartenant au même clade.

Cette deuxième hypothèse pourrait aussi expliquer les variations de quantités observées entre les différents clades dans des profils différents. Par exemple, il a été observé une augmentation des quantités de clade C lorsque celui-ci est retrouvé dans des communautés de *Symbiodinium* intégrant du clade B. La présence de ce clade cryptique peut mener à des communautés dominées par du clade C à la place du clade D. De la même manière, en présence de clade D des quantités plus importantes de clade A sont retrouvées au sein de l'hôte, comparées à celles quantifiées pour les communautés mono-clade A. Les compétitions

inter-clade et intra-clade pourraient être la conséquence de différentes vitesses de croissances des clades et ce en fonction de leur l'environnement (e.g. Kinzie *et al.* 2001 ; Brading *et al.* 2011).

Afin de caractériser ces récepteurs, il pourrait être envisagé de les isoler à l'aide de colonnes d'affinités sur lesquelles seraient fixés différents clades ou sous-clades de *Symbiodinium*. Par ailleurs, afin de vérifier dans le cas de *P. cactus* si cette absence d'association est vraie, il faudrait envisager d'effectuer des tests d'inoculation avec différents sous-caldes A, ainsi qu'un effort d'échantillonnage ciblé sur cette espèce.

III Influence des conditions environnementales sur l'association corail-*Symbiodinium*

Une des principales hypothèses actuelle avancée quant aux capacités de tolérances des coraux face aux stress environnementaux est établie sur la diversité et la flexibilité des communautés de *Symbiodinium* au sein de l'hôte. Cette notion est basée sur le fait que les *Symbiodinium* seraient caractérisés par des propriétés physiologiques distinctes (e.g. Tchernov *et al.* 2004; Jones *et al.* 2008; Sampayo *et al.* 2008 ; Loram *et al.* 2007) qui permettraient au corail exposé à un ou plusieurs stress un changement physiologique rapide par acquisition d'un nouveau clade *via* l'environnement ou par régulation interne. Comme décrit précédemment, cette flexibilité a été démontrée pour l'ensemble des coraux étudiés et cela sur les différents sites du suivi spatio-temporel, caractérisés par des environnements très contrastés, « non impactés » vs. « impactés ».

Un premier résultat étonnant a été d'observer des quantités de *Symbiodinium* clade D significativement plus importantes à la fois pour *P. damicornis* et *A. cytherea* sur le site caractérisé comme étant le moins « stressant », Linareva (e.g. faible sédimentation, plus pauvre en nutriments, recouvrement corallien important). En effet, le clade D, très largement étudié, est décrit comme étant un clade thermo-tolérant, voire résistant aux conditions de stress en général (e.g. Berkelmans and van Oppen 2006 ; Jones *et al.* 2008 ; Stat et Gates 2011). Il était donc attendu à ce que cette tendance soit observée sur les sites sujets aux plus forts taux de sédimentation et d'eutrophisation (*i.e.* site V1 proche du quai des ferries ou Ma). Dans le cas des colonies de *P. damicornis*, toutes de profils mono-clade D, des régulations à des quantités plus élevées ont été observées pour l'ensemble des colonies sur ce site

($p < 0,001$). Il pourrait alors être envisagé, dû au bon état de santé du récif corallien, que cela représente une densité de *Symbiodinium* plus importante chez l'hôte reconnue comme étant un indicateur d'un meilleur état physiologique du corail. Cependant, cette observation étant spécifique au clade D, cela suggère plutôt une caractéristique environnementale particulière en faveur d'une augmentation de ce clade. De plus, une augmentation des quantités de clade D chez *P. damicornis* sur les quatre sites a été constatée lors d'un appauvrissement du milieu en nutriments (e.g. azotés, silicates) et un enrichissement du phytoplancton, au-delà des gammes de variations naturelles. Par ailleurs, le clade D associé aux *P. damicornis*, a montré les plus faibles performances photosynthétiques, ainsi que les plus faibles teneurs en chlorophylles *a* et *c*₂. Ces résultats concordent avec des études antérieures, qui en plus de cette même description de faibles performances photosynthétiques (e.g. Abrego *et al.* 2008), mentionnent un moindre investissement des *Symbiodinium* clade D dans le transfert à l'hôte des produits carbonatés (Stat *et al.* 2008) ou des sucres (Cantin *et al.* 2009) ou encore dans l'assimilation des nutriments azotés (Baker *et al.* 2013a). Cela suggère que l'hôte corallien compenserait la voie hétérotrophique en maintenant des densités de *Symbiodinium* clade D plus importantes. Cette hypothèse concorderait également avec l'observation faite chez les colonies coralliennes d'*A. cytherea*, de 'signature symbiotique' clades A et D, à faible quantités de A. Les deux colonies d'*A. cytherea* possèdent les quantités de D les plus fortes. Ainsi, la régulation de la densité en *Symbiodinium* clade D conditionnerait le *fitness* de l'hôte. En revanche, les clades A ou C, voir les associations multiples BC ont montré, par ordre de croissance, des propriétés photosynthétiques plus élevées, ce qui justifierait la non nécessité chez leur hôte d'une telle régulation. Par ailleurs, la forte résistance des *P. rus* pourrait en partie être liée à la combinaison performante BC.

Outre ces différences de capacités photosynthétiques des clades qui pourraient entraîner une plasticité de l'holobionte pour une meilleure acclimatation au milieu chez *P. damicornis*, il n'a pas été observé durant cette étude la mise en œuvre d'une dynamique de clades particuliers commune aux espèces pour répondre à des contextes environnementaux, variables, spécifiques. Aussi, tandis que de nombreuses études avancent l'idée d'une dynamique induite par les changements environnementaux, saisonniers (e.g. Chen *et al.* 2005) ou extrêmes (e.g. Berkelmans et vanOppen 2006), nos observations vont dans le sens d'une idée de stabilité de communauté symbiotique, modifiée aléatoirement pas de nouvelles acquisitions, non stables (Coffroth *et al.* 2010).

De même, dans des conditions environnementales contrôlées de pCO₂, réparties sur une gamme à spectre large avec un pH compris entre 8,2 et 7,4 (*i.e.* 263-2115 ppm), une stabilité des associations corail-*Symbiodinium* a été observée. Malgré des dynamiques de clades observées aléatoirement dans une période de temps limitée (2 semaines), la stabilité des ‘signatures symbiotiques’, ainsi que le maintien des propriétés physiologiques propres à chaque espèce étudiée de ‘clade fidèle’ distinct A-D, renforce l’idée du rôle important de l’hôte dans l’acclimatation. Il n’est pas à exclure qu’une dynamique aurait pu être initiée avant les deux semaines d’incubations aux différentes pCO₂ ou au contraire que le temps d’exposition n’a pas été suffisamment long pour observer un lien de la dynamique des *Symbiodinium* avec le gradient de pCO₂. Nos résultats sont complémentaires à ceux de la récente étude de Noonan *et al.* (2013) qui a montré une stabilité qualitative des associations corail-*Symbiodinium* de 6 espèces de scléactiniaires associées aux clades C et/ou D dans des sites naturellement soumis à des pCO₂ contrastés (pH de 7,8 vs. 8-8,05). Le maintien des communautés de *Symbiodinium* face aux différentes concentrations de pCO₂ n’est pas étonnant à la vue des capacités chez les coraux à réguler, leur pH interne (pHi) à 1 unité d’écart (Venn *et al.* 2009, 2013) par rapport au pH du milieu externe (pHe) et, donc, l’environnement de ses symbiotes. Par exemple, sur un cycle quotidien il est naturellement possible d’avoir des variations de 1,5 unités de pH au sein des tissus coralliens (Furla *et al.* 1998; Al-Horani *et al.* 2003), ce qui suggère que les coraux soient déjà pourvus d’adaptation pour résister à de telles variations. En parallèle, l’étude menée en collaboration avec Comeau *et al.* (2013) a montré une corrélation négative entre l’augmentation de pCO₂ et la calcification avec différents degrés au niveau spécifique, l’espèce *P. damicornis* ayant montré le moins de changement par rapport au pH contrôle (400 ppm). L’hypothèse d’une meilleure acclimatation *via* une association stricte au clade D pourrait être émise, et suggérer chez ce clade des propriétés physiologiques favorables contribuant au mécanisme de régulation du pH de l’hôte. Par ailleurs, les auteurs ont observé une augmentation de biomasse chez les deux espèces au squelette perforant *A. pulchra* et *P. rus* et suggèrent que l’effet de l’augmentation de la concentration en ions bicarbonates (HCO₃⁻) favorise les performances photosynthétiques des *Symbiodinium* pouvant mener à une production plus importante de carbone inorganique, stocké dans les tissus de l’hôte. Au-delà des 1500 ppm les auteurs pensent que les *Symbiodinium* atteindraient une saturation en ions bicarbonate, provoquant un arrêt de l’augmentation de la biomasse à ce niveau. Nos résultats, n’ont pourtant pas montré de changements au niveau des propriétés physiologiques photosynthétiques des différentes espèces et suggèrent que cette observation pourrait dépendre des capacités initiales, montrées

comme étant plus performantes pour les espèces *P. rus* et *A. pulchra*, associées préférentiellement aux clades C et A, respectivement.

L'ensemble de ces résultats montre que comme pour le suivi spatio-temporel, la stabilité des 'signatures symbiotiques' pour les différentes espèces et colonies testées a été conservée dans des conditions de pCO₂ distinctes et met en avant le contrôle de l'hôte. De plus, les profils fidèles et infidèles ont été respectés pour les différentes espèces coralliennes.

IV Rôle de l'association corail-*Symbiodinium* sur la santé du corail

Lors du suivi spatio-temporel, un évènement de maladie corallienne (e.g. White Syndrom), ainsi que des épizooties de *Vibrio* spp., ont été identifiés chez certains *A. cytherea*. Comme décrit dans les résultats, les symptômes, caractérisés par une lyse des tissus coralliens, ont été chez la plupart des colonies détectés durant les mois du suivi les plus chauds, soit entre février et avril 2012. Nos données montrent une claire incidence de la température sur l'apparition de la maladie, comme déjà décrit dans la littérature (Ben-Haim *et al.* 2003 ; Sussman *et al.* 2008).

De manière intéressante, ces deux phénomènes ont touché uniquement des colonies d'*A. cytherea* localisées sur les sites Li et V3, sites témoins de notre étude, mais pas celles du site de V1 malgré une température comparable sur les trois sites. Ce dernier site caractérisé par de forts taux de sédimentation et d'eutrophisation (nutriments et chlorophylle) pourrait être qualifié d'environnement « stressant » comparé aux deux autres. Plusieurs études ont montré que, dans le cas de sites soumis régulièrement à des stress marqués, tels qu'une plus forte température par exemple, les coraux résidents présentaient une meilleure capacité de tolérance (e.g. Howells *et al.* 2012 ; Guest *et al.* 2012). Ainsi, le fait d'être constamment dans un environnement « stressant » favoriserait les possibilités d'acclimatation des coraux à un nouveau *stress*. Une autre possibilité serait d'ordre énergétique permettant de faire face à la maladie. En effet, la résistance des *A. cytherea* sur le site V1 pourrait résulter d'une compensation énergétique *via* l'hétérotrophie, ce site étant plus favorable à ce mode de nutrition étant donné ces plus riches teneurs en nutriments et phytoplancton (e.g. Anthony 2000).

De plus, il est également intéressant de voir que seul *A. cytherea* a présenté une sensibilité au développement de la maladie, alors que les deux autres espèces du suivi n'ont pas été affectées ni d'autres espèces du genre *Acropora* présentes sur ces mêmes sites. Plusieurs hypothèses peuvent être émises quant à l'absence du développement de la maladie chez les deux autres espèces. *Pocillopora damicornis*, est associé fidèlement à des communautés dominées par le clade D et a ainsi pu bénéficier de ses capacités de tolérance, notamment face à l'élévation de température ou encore aux *stress* en général (e.g. LaJeunesse *et al.* 2010c ; Oliver et Palumbi 2011 ; Mc Ginley *et al.* 2012 ; Stat et Gates 2011). L'espèce, *P. rus* est quant à elle, décrite comme présentant de fortes capacités de résistance (e.g. Putnam *et al.* 2012 ; Padilla-Gamino *et al.* 2012 a ; LaJeunesse *et al.* 2003). De plus, elle présente ici des associations privilégiées avec les clades B et C, clades possédant, d'après notre étude, de meilleures capacités photosynthétiques. Ceci permettrait, par ce contexte énergétique plus favorable, une meilleure résistance à la maladie. Finalement, il se peut que la maladie observée durant le suivi ait été spécifique à l'espèce *A. cytherea* en raison, par exemple, de sa plus faible capacité photosynthétique découlant de sa composition en clades.

En effet, les colonies qui ont montré une pré-disposition à la maladie étaient mono-clades A ou riches en clade A. Ces résultats concordent avec Stat *et al.* (2008) qui a montré une incidence au développement d'une maladie pour les colonies associées au clade A, en comparaison à des colonies résistantes associées à du clade C. Ces auteurs ont également montré de faibles transferts de carbone des *Symbiodinium* clade A pour le corail hôte et, ainsi, suggéré un plus faible bénéfice du clade A pour la santé du corail. Ce clade, tout comme le clade E, appartiennent à une lignée indépendante des autres clades avec une évolution moins rapide les définissant comme une lignée ancestrale ayant moins développé que les autres clades le caractère mutualiste. Il est ainsi qualifié d'opportuniste. Cette appellation d'opportuniste se base également sur la présence du clade A dans des coraux récupérant d'un événement de blanchissement corallien (LaJeunesse *et al.* 2005; Pochon *et al.* 2006; Stat *et al.* 2008), et sur l'observation de moindre bénéfice pour la santé des *Acropora* (Little *et al.* 2004; Berkelmans and Van Oppen 2006; Mieog *et al.* 2009b). De mon point de vue, malgré les traits de sensibilité plus marqués pour les coraux associés au clade A, il paraît improbable que ce clade soit opportuniste, étant donné qu'il est associé de manière stable chez les différentes colonies d'*A. cytherea* du suivi participant pleinement aux "signatures symbiotiques" de certains coraux de notre étude. Étant donné, la transmission horizontale des *Symbiodinium* chez le genre *Acropora* et donc sa sélection préférentielle, il est fortement pensable que ce

clade ait au contraire un réel avantage pour l'holobionte. Le clade A a par exemple été décrit avec des propriétés photo-protectives dues à la synthèse d'acides aminés de type mycosporines (AAM ; Banaszak *et al.* 2000 ; Furla *et al.* 2005). Etant donné les morphologies tabulaires de l'espèce et une abondance plus marquée de cette espèce au niveau des récifs frangeants peu profonds et donc exposés aux fortes irradiances, cela pourrait conférer pour l'espèce une meilleure tolérance à l'irradiance et au *stress* (Robison et Warner 2006; Reynolds *et al.* 2008; Sugget *et al.* 2008; Ragni *et al.* 2010).

Le lien entre la résistance à la maladie et la présence du clade D au sein des colonies coralliennes peut facilement s'expliquer par les propriétés thermo-tolérantes associées à ce clade (e.g. Chen *et al.* 2005; Toller *et al.* 2001b; Van Oppen *et al.* 2001, 2005), notamment du type D1a, identifié dans cette étude. Ainsi, le stress thermique aurait provoqué une lyse des tissus coralliens pour les colonies n'ayant pas le bénéfice des propriétés physiologiques de leur symbiotes clade D (e.g. Correa *et al.* 2009; LaJeunesse *et al.* 2009). De plus, dans la même démarche que pour le clade A, la présence stable et effective du clade D au sein des *A. cytherea*, écarte l'hypothèse dans cette étude de traits opportunistes.

Les effets antagonistes des clades A et D sur l'apparition de la maladie corallienne, coïncident avec ceux sur les épizooties de *Vibrio* spp. famille comportant les agents pathogènes les plus connus dans les maladies coralliennes (Kushmaro *et al.* 2001; Ben-Haim *et al.* 2003). En effet, durant le suivi, les coraux ayant présenté la maladie ont également développé des infections ponctuelles de *Vibrio* spp., sans pour autant pouvoir établir un lien de cause à effet. Les infections bactériennes ont en effet été détectées avant, pendant ou après l'observation des symptômes de la maladie. Ces épisodes ont été observés à différents moments de l'année quelle que soit la température. Cette observation est en désaccord avec la notion de thermo-dépendance décrite pour les *Vibrio* spp. (Ben-Haim *et al.* 2003; Pollock *et al.* 2010; Vidal-Dupiol *et al.* 2011; Sussman *et al.* 2009).

Aussi, de la même façon que pour la maladie, le clade A semble être un facteur de prédisposition à l'infection bactérienne, tandis qu'à l'inverse le clade D semble s'y opposer. Cependant, comme pour la maladie, il a été noté une exception, pour l'une des cinq colonies, associée aux clades A et D en simultané, tombée malade et infectée par des *Vibrio* et cela sur une plus longue période de temps (août 2011 à avril 2012). Cette observation suggère l'importance de l'hôte dans la résistance de l'holobionte avec, dans ce cas précis, une résistance plus faible chez l'animal.

L'étendue des détections de *Vibrio* spp., continue ou ponctuelle, au sein des colonies, a permis de manière originale de détecter une dynamique particulière des clades de *Symbiodinium* A et D lors de cette épizootie. En effet, l'apparition des *Vibrio* spp. a été observée en parallèle à, soit une augmentation du clade A, soit une acquisition *via* le milieu environnant, tandis que leur disparition est corrélée soit à une augmentation, soit à une acquisition du clade D. Cette dynamique laisse supposer une capacité de réponse de l'holobionte, en ayant la possibilité de changer momentanément sa « signature symbiotique » pendant un *stress*. Cette acclimatation possible à un *stress* par *switching* et/ou *shuffling*, deux mécanismes observables ici, va dans le sens de l'hypothèse du blanchissement adaptatif. Nos expériences de suivi régulier des coraux soulignent la complexité d'étudier les maladies coralliennes. En effet, malgré le lien entre les colonies malades et la présence de *Vibrio* spp., ces deux événements sont apparus dans des ordres différents, soit avant, pendant ou après l'apparition de la maladie. Sans ce suivi, il aurait été facile de conclure, à tort, que les *Vibrio* spp. sont les agents pathogènes de cette maladie. Cette étude ne fait que conforter le débat actuel sur les *Vibrio* spp. (e.g. Rosenberg *et al.* 2007; Ainsworth *et al.* 2007; Lesser *et al.* 2007), en particulier, sont-ils tous des agents pathogènes ou bien certains sont-ils, comme notre étude le suggère, opportunistes puisqu'ils prennent avantage d'une phase de fragilité de l'holobionte.

L'ensemble de ces observations nous amène à proposer, chez *A. cytherea*, le schéma suivant Figure 75: le contexte génétique de l'hôte est responsable entre autres de la régulation des proportions de clade A vs clade D, 'signature symbiotique' de chacune des colonies. Suivant cette balance et les conditions physiologiques de l'hôte dépendantes de l'environnement, les colonies sont plus ou moins sujettes au développement de la maladie et au développement de l'infection par les *Vibrio* spp. Lors d'un *stress* thermique, par exemple, les colonies arborant le clade D (thermo-tolérant) comme clade dominant seront moins affaiblies que celles arborant le clade A plus sensible à l'élévation de la température de l'eau et plus faible producteurs de dérivés carbonés, donc dans ce contexte, moins bénéfique à son hôte qui sera plus sensible à la maladie. D'une manière générale, les coraux affaiblis, développant la maladie ou non, seraient plus sujets à l'infection par des *Vibrio* spp.

Dans le cas d'une infection de *Vibrio* spp., une claire corrélation existe entre la présence de clade D et l'absence d'infection. L'hôte peut entre autres changer momentanément de 'signature symbiotique' avec une augmentation ou apparition ponctuelle de clade D, lui permettant alors de se débarrasser des *Vibrios* spp. La réponse antagoniste du clade D avec les *Vibrio* spp. pourrait conforter l'hypothèse d'une potentielle production

d'agents anti-bactériens chez les *Symbiodinium* clade D (e.g. Correa *et al.* 2009b) par production, par exemple, de composés hydrocarbonés souvent associés à des propriétés antimicrobiennes et anti inflammatoires (Newberger *et al.* 2006). Afin de confirmer ce point, des expériences d'infections *in situ*, soit de cultures de clade D, soit de coraux mono-clade D pourraient être menées afin de tenter de mettre à jour une éventuelle production d'antibiotique par le clade D en réponse à un épisode d'épizootie. Du fait, dans notre étude, de l'importance du contexte génétique de l'hôte, les deux types d'expériences devront être menées car, bien que l'infection d'une culture algale soit plus aisée, il n'est pas certain que le clade D à l'état libre réagisse de la même façon qu'en tant que symbiote.

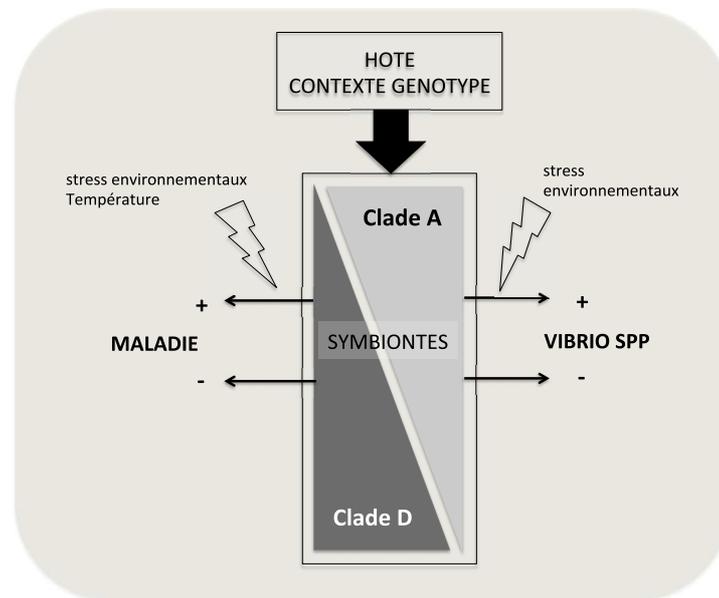


Figure 75 : Importance de la signature symbiotique dans la réponse des coraux face aux stress environnementaux.

De plus, l'état physiologique d'affaiblissement de l'holobionte pourrait entraîner une diminution de la réponse immunitaire de l'hôte et deviendrait alors une niche écologique pour les *Vibrio* spp. Une étude transcriptomique lors d'un tel suivi, avec des colonies résistantes et sensibles, devraient permettre d'affirmer ou infirmer cette hypothèse.

CONCLUSION

L'investigation de cette thèse a pour but de mieux comprendre les capacités réelles d'adaptation rapide des coraux *via* la dynamique et la flexibilité des clades de *Symbiodinium*. Afin de mesurer les limites de ces capacités, elles ont été testées dans des hôtes appartenant à différents genres coralliens décrits par des sensibilités différentes aux conditions environnementales et cela dans des contextes environnementaux variés. Le suivi des communautés de *Symbiodinium* associés aux coraux a été fait régulièrement (mois et semaine) afin d'identifier la dynamiques de(s) clade(s). Afin de prendre en compte l'importance des clades cryptiques, jusqu'à maintenant très peu considérés pour les clades autres que le D, une technique sensible en qPCR a été adaptée (Yamashita *et al.* 2011).

Une telle approche avait pour but : (i) d'évaluer la flexibilité des associations corail-*Symbiodinium* à la fois de l'hôte et des clades de *Symbiodinium*, (ii) d'évaluer l'influence des clades de *Symbiodinium* pour la santé du corail (mutualisme *vs.* opportunisme), (iii) d'identifier des liens entre des dynamiques de clades particuliers et des contextes environnementaux particuliers et (iv) d'identifier la nature des mécanismes de dynamique mis en jeu, *shuffling vs. switching* ?

Ainsi, les résultats majeurs de cette thèse ont montré une importante flexibilité à la fois chez les espèces coralliennes et chez les clades A-D des *Symbiodinium*, ayant tous pu être observés associés entre eux, menant à reconsidérer la notion de spécialiste. Il a également été démontré pour chacune des colonies coralliennes une importante fidélité à une 'signature symbiotique', composée d'un profil de clade(s) particulier(s) maintenu à des quantités stables. Ainsi, la notion de 'signature symbiotique' implique un contrôle important de l'association symbiotique de la part de l'hôte. Des modifications sporadiques de cette signature ont également pu être observées et révéler des interactions antinomiques ou au contraire privilégiées entre certains clades, par des variations de leurs quantités selon les assemblages.

La dynamique, suggérée comme voie d'acclimatation possible chez les coraux, n'a pas été observée dans des contextes environnementaux particuliers, suggérant l'acclimatation des coraux aux variations naturelles (e.g. eutrophisation, variation de pCO₂) et donc leur rôle dans la résistance de l'holobionte.

En complément, le rôle des clades de *Symbiodinium* A et D pour le *fitness* de l'holobionte a pu être observé lors d'un événement particulier de développement d'une maladie et d'épizooties de *Vibrio* spp. chez *Acropora cyhtherea*.

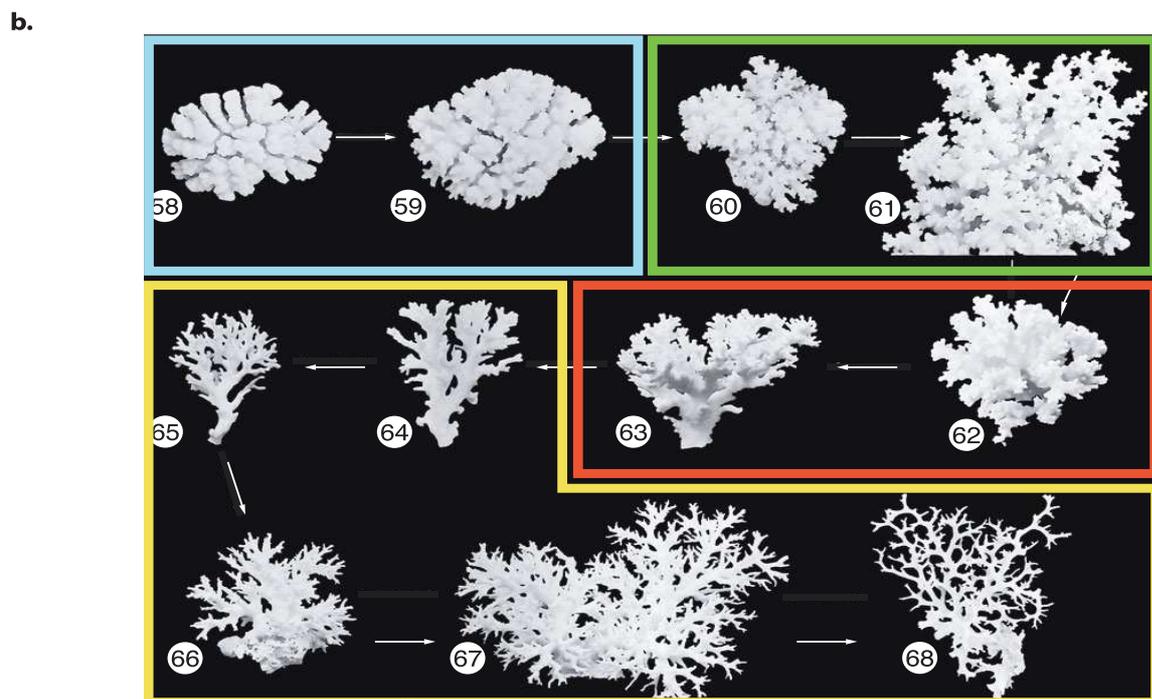
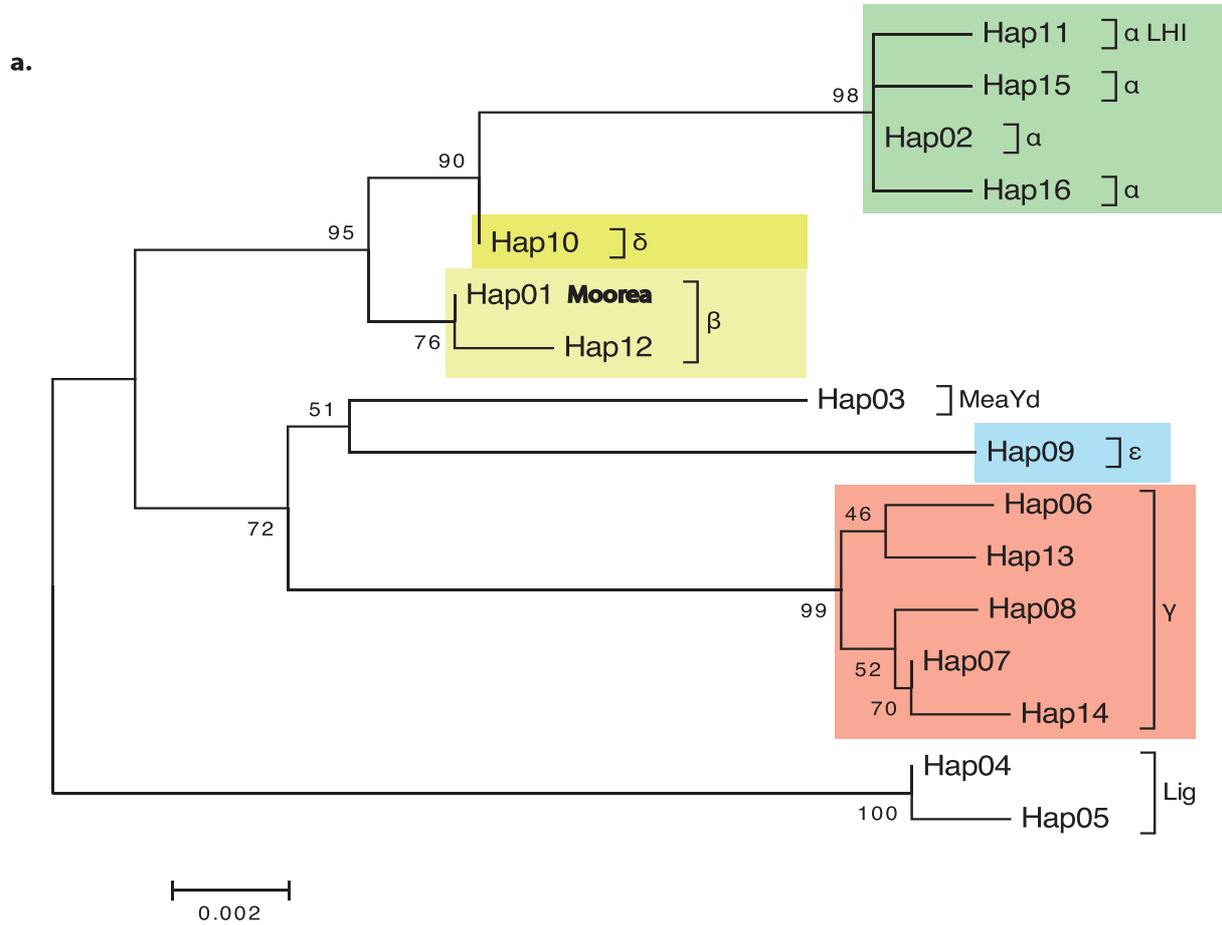
Ces résultats mettent en avant la complexité des associations symbiotiques corail-*Symbiodinium*, notamment dans le milieu naturel. L'approche de suivi spatio-temporel régulier à plus longue échelle de temps permettrait de mieux comprendre les mécanismes de dynamiques fréquents et ponctuels et d'observer dans, des conditions particulières (e.g. phénomène de blanchissement corallien), comment elles évoluent.

ANNEXES

Annexe 1 : Tests des différents couples d'amorces clade-spécifiques A-F sur les ADN génomiques des différentes souches pures de *Symbiodinium* clade A-F (10 ng/ réaction). Les valeurs indiquées sont les Ct obtenus, avec entre parenthèse le signe de spécificité de détection propre à chaque couple d'amorces, correspondant à la température d'hybridation Tm (+ : spécificité positive et - : spécificité négative).

Souche	Clade	A Cri13	B Cri14	C Cri15	D Cri16	E Cri17	F Cri18
CasskB8	A	19,72 (+)	33,3 (+)	30,91 (-)	30,29 (+)	33,84 (-)	29,96 (-)
Pe	B	29,76 (+)	18,4 (+)	33,37 (-)	31,49 (+)	33,76 (-)	26,49 (-)
Mp	C	No Ct	31,65 (+)	17,92 (+)	32,97 (+)	33,73 (-)	30,35 (-)
A001	D	37,26 (-)	24,8 (-)	34,47 (-)	15,89 (+)	30,29 (-)	33,94 (-)
RT 383	E	No Ct	34,21 (-)	37,03 (+)	37,26 (-)	17,58 (+)	38,09 (-)
Sin	F	31 (-)	26,84 (-)	29,73 (-)	28,6	32,24 (+)	18,35 (+)

Annexe 2 : Arbre phylogénétique (a) établi par la méthode neighbor-joining, des haplotypes représentés dans différents morphotypes de *Pocillopora* spp. (b ; Schmidt *et al.* 2012). Par comparaison à l'alignement effectué dans Schmidt-Roach *et al.* (2012), les *P. damicornis* étudiés à Moorea s'apparentent tous (n=26) au morphotype beta (β)



BIBLIOGRAPHIE

- Abrego D, Ulstrup KE, Willis BL, van Oppen MJ (2008) Species-specific interactions between algal endosymbionts and coral hosts define their bleaching response to heat and light stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648) :2273-2282.
- Abrego D, van Oppen MJH, Willis BL (2009) Highly infectious symbiont dominates initial uptake in coral juveniles. *Molecular Ecology*, 18(16) : 3518–3531.
- Adams LA, Cumbo VR, Takabayashi M (2009) Exposure to sediment enhances primary acquisition of Symbiodinium by asymbiotic coral larvae. *MEPS*, 377: 149-156.
- Adjeroud M, Andrefouet S, Payri C (2001) Mass mortality of macrobenthic communities in the lagoon of Hikueru atoll (French Polynesia). *Coral reefs*, 19(3): 287-291.
- Adjeroud M, Chancerelle Y, Schrimm M, Perez T, Lecchini D, Galzin R, Salvat B (2005) Detecting the effects of natural disturbances on coral assemblages in French Polynesia: A decade survey at multiple scales. *Aquatic Living Resources*, 18, 111- 123.
- Adjeroud M, Penin L, Carroll A (2007) Spatio-temporal heterogeneity in coral recruitment around Moorea, French Polynesia: implications for population maintenance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341:204-218.
- Adjeroud M, Michonneau F, Edmunds PJ, Chancerelle Y, Lison de Loma T, Penin L, Thibaut L, Vidal-Dupiol J, Salvat B, Galzin R (2009). Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs*, 28:775-780.
- Aeby GS (2006) Outbreak of coral disease in the Northwestern Hawaiian Islands. *Coral Reefs*, 24: 481.
- Aeby GS, Work T, Fenner D, Didonato E (2006) Coral and crustose coralline algae disease on the reefs of American Samoa. Report to Coral Reef Advisory Group, American Samoa Government
- Ainsworth TD (2008) Early cellular changes are indicators of pre-bleaching thermal stress in the coral host. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 364:63-71.
- Ainsworth TD, Kramaky-Winter E, Loya Y, Hoegh-Guldberg O, Fine M (2007) Coral disease diagnostics: what's between a plague and a band? *Appl Environ Microbiol*, 73: 981-992.
- Ainsworth TD, Thurber RV, Gates RD (2010). The future of coral reefs: a microbial perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 25:233-240.
- Al-Horani FA, Al-Moghrabi SM, DeBeer D (2003) The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Mar. Biol.* 142, 419–426.
- Albright R, Langdon C (2011) Ocean acidification impacts multiple early life history processes of the Caribbean coral *Porites astreoides*. *Global Change Biology*, 17(7) : 2478-2487.
- Albright R, Mason B, Miller M, Langdon C (2010) Ocean acidification compromises recruitment success of the threatened Caribbean coral *Acropora palmata*. *PNAS*, 107(47): 20400.
- Allemand D, Tambutte E, Girard JP, Jaubert J (1998) Organic matrix synthesis in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*: role in biomineralization and potential target of the organotin tributyltin. *Journal of Experimental Biology*, 201:2001-2009.
- Aminot A, Kerouel R (2007) Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines, Méthodes d'analyses en milieu marin, Editions QUAE/Ifremer, 188pp.
- Anderson DM, Glibert PM, Burkholder JM (2002) Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries*, 25: 704-726
- Anisimova M, Bielawski J, Yang Z (2001) Accuracy and power of the likelihood ratio test in detecting adaptive molecular evolution. *Mol Biol Evol*, 18:1585.
- Anthony K, Fabricius KE (2000) Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *J Exp Mar Biol Ecol*, 252:221-253
- Anthony KR, Hoegh-Guldberg O, 2003. Kinetics of photoacclimation in corals. *Oecologia*, 134, 23–31.
- Anthony KRN, Kline DI, Diaz-Pulido G, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *PNAS*, 105:17442-17446.
- Baghdasarian G, Muscatine L (2000) Preferential expulsion of dividing algal cells as a mechanism for regulating algal–cnidarian symbiosis. *Biol. Bull.*, 199, 278–286.
- Baird AH, Hughes TP (2000) Competitive by tabular corals: an experimental analysis of recruitment and survival of understory assemblages. *JEMBE*, 251(1):117-132
- Baird AH, Marshall PA (2002) Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. *MEPS*, 237:133-141.
- Baird AH, Bhagooli R, Ralph PJ, Takahashi S (2009). Coral bleaching: the role of the host. *Trends in Ecology and Evolution*, 24:16–20.

- Baker AC (1999) The symbiosis ecology of reefbuilding corals. PhD thesis. Univ. Miami. 120 pp.
- Baker AC (2003) Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of Symbiodinium. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 661-689.
- Baker AC, Starger C J, McClanahan TR, Glynn PW (2004) Coral reefs: corals' adaptive response to climate change. *Nature*, 430(7001), 741-741.
- Baker A, Romanski A (2007) Multiple symbiotic partnerships are common in scleractinian corals, but not in octocorals: Comment on Goulet (2006). *Mar Ecol Prog Ser.*, 335:237-242.
- Baker DM, Kim K, Andras JP, Sparks JP (2011) Light-mediated N-15 fractionation in Caribbean gorgonian octocorals: implications for pollution monitoring. *Coral reefs*, 30(3) :709-717.
- Baker AC, McClanahan TR, Starger CJ, Boonstra RK (2013) Long-term monitoring of algal symbiont communities in corals reveals stability is taxon dependent and driven by site-specific thermal regime. *MEPS*, 479:85-97.
- Baker DM, Andras JP, Jordan-Garza AG, Fogel ML (2013a) Nitrate competition in a coral symbiosis varies with temperature among Symbiodinium clades. *ISME Journal*, 7:1248-1251.
- Bally M, Garrabou J (2007) Thermodependent bacterial pathogens and mass mortalities in temperate benthic communities: a new case of emerging disease linked to climate change. *Global Change Biology*, 13:2078-2088.
- Banaszak T, LaJeunesse TC, Trench RK (2000) The synthesis of mycosporine-like amino acids (MAAs) by cultured, symbiotic dinoflagellates. *JEMBE*, 249(2):219-233.
- Bandaranayake WM (2006). The nature and role of pigments of marine invertebrates. *Natural Product Reports* 23:223-255
- Banin E, Y, Israely T, Loya Y, Rosenberg E (2000) Effect of the environment on the bacterial bleaching of corals. *Water Air Soil Pollut*, 123:337-352
- Banin E, Vassilakos D, Orr E, Martinez RJ, Rosenberg E (2003) Superoxide dismutase is a virulence factor produced by the coral bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. *Current Microbiology*, 46: 418-422.
- Barranguet C, Kromkamp J (2000) Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *MEPS*, 204:39-52
- Barshis DJ, Stillman JH, Gates RD, Toonen RJ, Smith LW, Birkeland C (2010) Protein expression and genetic structure of the coral *Porites lobata* in an environmentally extreme Samoan back reef: does host genotype limit phenotypic plasticity? *Mol Ecol*, 19:1705-1720.
- Baskett ML, Gaines SD, Nisbet RM (2009) Symbiont diversity may help coral reefs survive moderate climate change. *Ecol. Appl.*, 19:3-17.
- Bednaršek N, Možina J, Vučković M, Vogt M, O'Brien C, Tarling GA (2012) Global distribution of pteropods representing carbonate functional type biomass. *Earth System Science Data Discussions*, 5(1), 317-350.
- Belda-Baillie CA, Sison M, Silvestre V et al. (1999) Evidence for changing symbiotic algae in juvenile tridacnids. *JEMBE*, 24 :207-221.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nystrom M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827-833.
- Beman JM, Roberts KJ, Wegley L, Rohwer F, Francis CA (2007) Distribution and diversity of archaeal ammonia monooxygenase genes associated with corals. *Environmental Microbiology*, 73: 5642-5647.
- Ben-Haim Y, Rosenberg E (2002) A novel *Vibrio* sp pathogen of the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Biol*, 141(1):47-55.
- Ben-Haim Y, Thompson FL, Thompson CC, Cnockaert MC, Hoste B, Swings J, Rosenberg E (2003) *Vibrio coralliilyticus* sp. nov., a temperature-dependent pathogen of the coral *Pocillopora damicornis*. *Int J Syst Evol Microbiol*, 53: 309-315.
- Bens KP, Witting J, Helmuth B (1997) Effects of waterflow and branch spacing on particle capture by the reef coral *Madracis mirabilis* (Duchassaing and Michelotti). *JEMBE*, 211:1-28.
- Berkelmans R. (2002) Time integrate thermal bleaching threshold of reefs and their variation on the Great Barrier Reef. *MEPS*, 229:73-82.
- Berkelmans R, De'ath G, Kininmonth S, Skirving WJ (2004) A comparison of the 1998 and 2002 coral bleaching events on the Great Barrier Reef: spatial correlation, patterns, and predictions. *Coral Reefs*, 23(1), 74-83.
- Berkelmans R, Van Oppen MJ (2006). The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599): 2305-2312.
- Berumen ML, Pratchett MS (2006) Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs*, 25:647-653.
- Bongaerts P, Riginos C, Ridgway T, Sampayo EM, van Oppen, MJ, Englebert, N, Hoegh-Guldberg, O. (2010). Genetic divergence across habitats in the widespread coral *Seriatopora hystrix* and its associated Symbiodinium. *PLoS one*, 5(5) :e10871.
- Bosch TCG (2008) The path less explored: innate immune reactions in cnidarians. In: Heine H (ed), *Innate*

- Immunity of Plants, Animals, and Humans (vol. 21), Springer-Verlag, Berlin, pp 27-42.
- Borowitzka MA, Larkum AWD (1987) Calcification in algae: mechanisms and the role of metabolism. *Critical reviews in plant sciences*, 6(1), 1-45.
- Bourne DG, Munn CB (2005) Diversity of bacteria associated with the coral *Pocillopora damicornis* from the Great Barrier Reef. *Environ Microbiol*, 7: 1162–1174.
- Bourne DG, Garren M, Work TM, Rosenberg E, Smith GW, Harvell CD (2007) Microbial disease and the coral holobiont. *Trends in microbiology*, 17:554–562
- Bourne DG, Garren M, Work TM, Rosenberg E, Smith GW, et al. (2009) Microbial disease and the coral holobiont. *Trends in Microbiology*, 17:554–562.
- Brading P, Warner ME, Davey P, Smith DJ, Achterberg EP, Suggett DJ (2011) Differential effects of ocean acidification on growth and photosynthesis among phylotypes of *Symbiodinium* (Dinophyceae). *Limnol Oceanogr*, 56:927–938
- Brodie J, Fabricius K, De'ath G, Okaji K (2005) Are increased nutrient inputs responsible for more outbreaks of crown-of-thorns starfish? An appraisal of the evidence. *Marine Pollution Bulletin*, 51:266–278.
- Bronstein JL (1994) Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol Evol* 9:214–217.
- Brown BE, Dunne RP, Goodson MS, Douglas AE (2002) Experience shapes the susceptibility of a reef coral to bleaching. *Coral Reefs*, 21:119–26.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 :119-125.
- Bruno JF, Selig ER, Casey KS, Page CA, Willis BL, et al. (2007) Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PloS Biology*, 5: 1220–1227.
- Bucher DJ, Harriott VJ, Roberts LG (1998) Skeletal micro-density, porosity and bulk density of acroporid corals. *JEMBE*, 228 :117–136.
- Buddemeier RW, Fautin DG (1993) Coral Bleaching as an Adaptive Mechanism - a Testable Hypothesis. *BioScience*, 43(5):320–326.
- Bulgheresi S, Schabussova I, Chen T, Mullin NP, Maizels RM, Ott JA (2006) A new C-type lectin similar to the human immunoreceptor DC-SIGN mediates symbiont acquisition by a marine nematode. *Applied and Environmental Microbiology*, 72, 2950–2956.
- Buxton L, Badger M, Ralph P (2009) Effects of moderate heat stress and dissolved inorganic carbon concentration on photosynthesis and respiration of *Symbiodinium* Sp. (Dinophyceae) in culture and in symbiosis. *Journal of Phycology*, 45: 357-365.
- Bythell JC, Pantos O, Richardson L (2004) White plague, White Band and other “White” diseases. In: Rosenberg E, Loya Y (eds) *Coral health and disease*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Bythell JC, Barer MR, Cooney RP, Guest JR, O'Donnell AG, Pantos O, Le Tissier MDA (2002) Histopathological methods for the investigation of microbial communities associated with disease lesions in reef corals. *Lett Appl Microbiol*, 34:359–364.
- Cairns SD (1999) Species richness of recent Scleractinia. *Atoll Res. Bull.*, 459:1-46.
- Caldeira K, Wickett ME (2003) Oceanography: anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425(6956):365-365.
- Cameron JN (1985) Post-moult calcification in the blue crab (*Callinectes sapidus*): relationships between apparent net H⁺ excretion, calcium and bicarbonate. *J. Exp. Biol.*, 119:275–285.
- Cantin NE, van Oppen MJ, Willis BL, Mieog JC, Negri AP (2009). Juvenile corals can acquire more carbon from high-performance algal symbionts. *Coral Reefs*, 28(2):405-414.
- Cantin NE, Cohen AL, Karnauskas KB, Tarrant AM, McCorkle DC (2010) Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science*, 329(5989):322-325.
- Carilli J, Donner SD, Hartmann AC (2012) Historical Temperature Variability Affects Coral Response to Heat Stress. *Plos One*, 7: e34418.
- Carpenter K E et al. (2008) One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science*, 321:560-563.
- Catala R (1959) Fluorescence effect from corals irradiated with ultra-violet rays. *Nature*, 183: 949.
- Cervino JM, Hayes RL, Polson SW, Polson SC, Goreau TJ, Martinez RJ, Smith GW (2004) Relationship of *Vibrio* species infection and elevated temperatures to yellow blotch/band disease in Caribbean corals. *Appl Environ Microbiol*, 70:6855–686.
- Cervino JM, Thompson FL, Gomez-Gil B, Lorence EA, Goreau TJ, et al. (2008) The *Vibrio* core group induces yellow band disease in Caribbean and Indo-Pacific reef-building corals. *Journal of Applied Microbiology*, 105:1658–1671.
- Chang SS, Prézelin BB, Trench RK (1983) Mechanisms of photoadaptation in three strains of the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum*. *Marine Biology*, 76:219-229
- Cheal AJ, Coleman G, Delean S, Miller I, Osborne K, Sweatman H (2002). Responses of coral and fish assemblages to a severe but short-lived tropical cyclone on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 21:131-142.

- Chen CA, Wang AT, Fang LS, Yang YW (2005) Fluctuating algal symbiont communities in *Acropora palifera* (Scleractinia : Acroporidae) from Taiwan. *MEPS*, 295:113-121.
- Chen MC, Hong MC, Huang YS, Liu MC, Cheng, YM, Fang LS (2005) ApRab11, a cnidarian homologue of the recycling regulatory protein Rab11, is involved in the establishment and maintenance of the *Aiptasia*-*Symbiodinium* endosymbiosis. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 338(3):1607-1616.
- Coffroth MA, Santos SR, Goulet TL (2001) Early ontogenetic expression of specificity in a cnidarian-algal symbiosis. *MEPS*, 222:85-96.
- Coffroth MA, Santos SR (2005) Genetic diversity of symbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium*. *Protist*, 156:19-34.
- Coffroth MA, Poland DM, Petrou EL, Brazeau DA, Holmberg JC (2010) Environmental Symbiont Acquisition May Not Be the Solution to Warming Seas for Reef-Building Corals. *PLoS One*, 5(10): 7.
- Cohen AL, Holcomb M (2009) Why corals care about ocean acidification: uncovering the mechanism. *Oceanography* 22, 118-127.
- Cohen AL, McCorkle DC, De Putron S, Gaetani GA, Rose KA (2009) Morphological and compositional changes in the skeletons of new coral recruits reared in acidified seawater: insights into the biomineralization response to ocean acidification. *Geochem Geophys Geosyst* 10:1-12
- Coles SL, Jokiel PL (1977) Effects of temperature on photosynthesis and respiration in hermatypic corals. *Mar Biol* 43: 209-16.
- Coles SL, Brown BE (2003) Coral bleaching-capacity for acclimatization and adaptation. *Adv Mar Biol*, 46:183-223.
- Coma R, Ribes M, Serrano E, Jiménez E, Salat J, Pascual J (2009) Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *PNAS*, 106(15) :6176-6181.
- Comeau S, Edmunds PJ, Spindel NB, Carpenter RC (2013) The responses of eight coral reef calcifiers to increasing partial pressure of CO₂ do not exhibit a tipping point. *Limnol. Oceanogr.*, 58(1) :2013, 388-398.
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC, Tanner JE, Harms KE, Kerr AM (2004) A long-term study of competition and diversity of corals. *Ecological Monographs*, 74:179-210.
- Cooper TF, Berkelmans R, Ulstrup KE, Weeks S, Radford B, Jones AM, Van Oppen, MJ (2011) Environmental factors controlling the distribution of *Symbiodinium* harboured by the coral *Acropora millepora* on the Great Barrier Reef. *PloS one*, 6(10), e25536.
- Cornet S, Biard C, Moret Y (2007) Is there a role for antioxidant carotenoids in limiting self-harming immune response in invertebrates? *Biology Letters*, 3: 284-288.
- Correa AMS, McDonald MD, Baker AC (2009). Development of clade-specific *Symbiodinium* primers for quantitative PCR (qPCR) and their application to detecting clade D symbionts in Caribbean corals. *Marine Biology*, 156: 2403-2411.
- Correa AMS, Brandt ME, Smith TB, Thornhill DJ, Baker AC (2009b). *Symbiodinium* associations with diseased and healthy scleractinian corals. *Coral Reefs*, 28(2): 437-448.
- Crawley A, Kline DI, Dunn S, Anthony KRN, Dove S (2010) The effect of ocean acidification on symbiont photorespiration and productivity in *Acropora formosa*. *Global Change Biology*, 16: 851-863.
- Crenshaw MA (1972) The inorganic composition of molluscan extrapallial fluid. *Biological Bulletin*, 143(3) :506-512.
- Cunning R, Baker AC (2013) Excess symbionts increase the susceptibility of reef corals to bleaching. *Nat Clim Change*, 3:259-262.
- Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD (2000) Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science*, 287: 443-449.
- Darius HT, Martin PM, Grimont PAD, Dauga C (2000). Small subunit rDNA sequence analysis of symbiotic dinoflagellates from seven scleractinian corals in a Tahitian lagoon. *J Phycol*, 36:951-959.
- De'ath G, Moran PJ (1998) Factors affecting the behaviour of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef: 2: Feeding preferences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 220:107-126.
- De'ath G, Lough JM, Fabricius KE (2009) Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*, 323(5910), 116-119.
- De'ath G, Fabricius KE, Sweatman H, Puotinen M (2012). The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its Causes. *PNAS*, 109(44):17995-17999.
- D'Elia CF, Wiebe WJ (1990) Biogeochemical nutrient cycles in coral reef ecosystem. In: *Ecosystem of the world: Coral reefs* (ed. Dubinsky Z). Elsevier Science publisher B.V. Amsterdam, pp. 49-74.
- D'Elia CF, Buddemeier RW, Smith SV (1991) Workshop on coral bleaching, coral reef ecosystems and global changes. Report of proceedings 57:1707-1713. Maryland Sea Grant College, College Park, GA.
- Desalvo MK, Woolstra CR, Sunagawa S, Schwarz JA, Stillman JH, Coffroth MA, Szmant AM, Medina M (2008) Differential gene expression during thermal stress and bleaching in the Caribbean coral *Montastraea*

- faveolata. *Molecular Ecology*, 17:3952-3971.
- Doney SC, Fabry VJ, Feely RA, Kleypas JA (2009) Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Marine Science*, 1.
- Dong ZJ, Huang H, Huang LM, Li YC (2009) Diversity of symbiotic algae of the genus *Symbiodinium* in scleractinian corals of the Xisha Islands, In the South Chinese Sea. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(4):321-326.
- Donner SD, Knutson TR, Oppenheimer M (2007) Model-based assessment of the role of human-induced climate change in the 2005 Caribbean coral bleaching event. *PNAS*, 104(13), 5483-5488.
- Douglas, AE (1998). Host benefit and the evolution of specialization in symbiosis. *Heredity* 81:599-603.
- Douglas AE (2003) Coral bleaching : how and why? *Marine Pollution Bulletin.*, 46:385–92.
- Douglas AE (2010). *The Symbiotic Habit*. Princeton: Princeton University Press.
- Dove SG, Hoegh-Guldberg O., Ranganathan S (2001) Major colour patterns of reef-building corals are due to family of GFP-like proteins. *Coral Reefs*, 19:197–204.
- Dove S (2004) Scleractinian corals with photoprotective host pigments are hypersensitive to thermal bleaching. *MEPS*, 272 :99–116.
- Dufour P, Charpy L, Bonnet S, Garcia N (1999) Phytoplankton nutrient control in the oligotrophic South Pacific subtropical gyre (Tuamotu Archipelago). *MEPS*, 179:285–290.
- Dunn SR (2009). Immunorecognition and immune receptors in the Cnidaria (Review). *Invert.Surviv. J.*, 6 :7–14.
- Dunn SR, Bythell JC, Le Tissier MDA, Burnett WJ, Thomason JC (2002) Programmed cell death and cell necrosis activity during hyperthermic stress-induced bleaching of the symbiotic sea anemone *Aiptasia* sp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 272:29-53.
- Dunn SR, Thomason JC, Le Tissier MDA, Bythell JC (2004) Heat stress induces different forms of cell death in sea anemones and their endosymbiotic algae depending on temperature and duration. *Cell Death Differ*, 11:1213–1222.
- Dunn SR, Weis VM (2009) Apoptosis as a post- phagocytic winnowing mechanism in a coral-dinoflagellate mutualism. *Environmental Microbiology*, 211:3059-3066.
- Dunne R, Brown B (2001) The influence of solar radiation on bleaching of shallow water reef corals in the Andaman Sea, 1993-1998. *Coral Reefs*, 20: 201-210.
- Dykens JA, Shick JM (1982) Oxygen production by endosymbiotic algae controls superoxide dismutase activity in their animal host. *Nature*, 297: 579-80.
- Edmunds PJ (1994) Evidence that reef-wide patterns of coral bleaching may be the result of the distribution of bleaching-susceptible clones. *Mar Biol*, 121: 137–142.
- Edmunds PJ, Gates RD (2002) Normalizing physiological data for scleractinian corals. *Coral Reefs*, 21: 193-197.
- Eggert A, Häubner N, Klausch S, Karsten U, Schumann R (2006) Quantification of algal biofilms colonising building materials: chlorophyll a measured by PAM-fluorometry as a biomass parameter. *Biofouling*, 22:79-90.
- Erez J, Reynaud S, Silverman J, Schneider K, Allemand D (2011) Coral calcification under ocean acidification and global change, p. 151–176. In Z. Dubinsky and N. Stambler [eds.], *Coral reefs: An ecosystem in transition*. Springer.
- Fabina NS, Putnam HM, Franklin EC, Stat M, Gates RD (2012). Transmission mode predicts specificity and interaction patterns in coral-*Symbiodinium* networks. *PLoS ONE*, 7:e44970
- Fabricius KE (2005) Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. *Mar. Poll. Bull.*, 50:125–146
- Fabricius KE, Mieog JC, Colin PL, Idip D, van Oppen MJ (2004) Identity and diversity of coral endosymbionts (zooxanthellae) from three Palauan reefs with contrasting bleaching, temperature and shading histories. *Molecular ecology*, 13(8):2445-2458.
- Fabricius KE, De'ath G, McCook L, Turak E, Williams DM (2005) Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef. *Marine pollution bulletin*, 51: 384–398.
- Fabricius KE, Langdon C, Uthicke S, Humphrey C, Noonan S, De'ath G, Okazaki R, Muehllehner N, Glas MS, Lough JM (2011). Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nature Climate Change*, 1(3): 165-169.
- Falkowski PG, Dubinsky Z, Muscatine L, Porter JW (1984) Light and bioenergetics of a symbiotic coral. *Bioscience*, 11:705–709.
- Faure G (1989) Degradation of coral reefs at Moorea island (French Polynesia) by *Acanthaster planci*. *Journal of Coastal Research*, 5:295-305.
- Fautin D, Buddemeier RW (2004) Adaptive Bleaching: a general phenomenon. *Hydrobiologia*, 178: 459-467.
- Feely RA, Sabine CL, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry VJ, Millero FJ (2004) Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 305(5682) :362-366.
- Fisher PL, Malme MK, Dove S (2012) The effect of temperature stress on coral–*Symbiodinium* associations

- containing distinct symbiont types. *Coral Reefs*, 31:473-485
- Fitt WK, Trench RK (1983) The relation of diel patterns of cell division to diel patterns of motility in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* freudenthal in culture. *New Phytologist*, 94(3): 421-432.
- Fitt WK, Warner ME (1995) Bleaching patterns of four species of Caribbean reef corals. *The Biological Bulletin*, 189(3), 298-307.
- Fitt WK, McFarland FK, Warner ME, Chilcoat GC (2000) Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnology and Oceanography*, 45: 677-685.
- Fitt W, Brown B, Warner M, Dunne R (2001) Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral Reefs*, 20(1):51-65
- Fitt WK, Gates RD, Hoegh-Guldberg O, Bythell JC, Jatkar A, Grottoli AG, Gomez M, Fisher P, Lajuenesse TC, Pantos O, Iglesias-Prieto R, Franklin DJ, Rodrigues LJ, Torregiani JM, vanWoesik R, Lesser MP (2009) Response of two species of Indo-Pacific corals, *Porites cylindrica* and *Stylophora pistillata*, to short-term thermal stress: the host does matter in determining the tolerance of corals to bleaching. *JEMBE*, 373: 102-110
- Flot JF, Couloux A, Tillier S (2010) Haplowebs as a graphical tool for delimiting species: A revival of Doyle's "field for recombination" approach and its application to the coral genus *Pocillopora* in Clipperton. *BMC Evolutionary Biology* 10:372.
- Franklin DJ, Hoegh-Guldberg O, Jones RJ, Berges JA (2004) Cell death and degeneration in the symbiotic dinoflagellates of the coral *Stylophora pistillata* during bleaching. *MEPS*, 272: 117-130.
- Fransolet D, Roberty S, Plumier JC (2012) Establishment of endosymbiosis: The case of cnidarians and *Symbiodinium*. *JEMBE*, 420-421 :1-7.
- Fransolet D, Roberty S, Herman AC, Tonk L, Hoegh-Guldberg O, Plumier JC (2013) Increased cell proliferation in mucocyte density in the sea anemone *Aiptasia pallida* recovering from bleaching. *Plos One*, 8(5):e65015.
- Freudenthal HD (1962) *Symbiodinium* gen. nov. and *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov., a Zooxanthella: Taxonomy, life cycle, and morphology. *J. Protozool.*, 9:45-52.
- Furla P, Bénazet-Tambuté S, Jaubert J, Allemand D (1998) Functional polarity of the tentacle of the sea anemone *Anemonia viridis*: role in inorganic carbon acquisition. *Am J Physiol (Regul Integr Comp Physiol)*, 274:R303-R310.
- Furla P, Allemand D, Shick JM, Ferrier-Pagès C, Richier S (2005) The symbiotic anthozoan : the physiological chimera between alga and animal. *Integrative and comparative Biology*, 45(4):595-604.
- Garren M, Walsh SM, Caccone A, Knowlton N (2006) Patterns of association between *Symbiodinium* and members of the *Montastraea annularis* species complex on spatial scales ranging from within colonies to between geographic regions. *Coral Reefs*, 25(4), 503-512.
- Gates RD, Baghdasarian G, Muscatine L (1992) Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians: Implications for coral bleaching. *Biol. Bull.*, 182 (3): 324-332.
- Gates RD, Edmunds PJ (1999) The physiological mechanisms of acclimatization in tropical reef corals. *American Zoologist* 39:30-43.
- Gerbi SA (1986) The evolution of eukaryotic ribosomal DNA. *BioSys*, 19:247-258.
- Gil MA (2013) Unity through nonlinearity: a unimodal coral-nutrient interaction. *Ecology*, 94(8):1871-1877.
- Gillette P. (2012) Intraspecific genetic variability in temperature tolerance in the coral *Pocillopora damicornis*: Effects on growth, photosynthesis and survival. Manuscrit thèse.
- Gladfelter EH (1983). Skeletal development in *Acropora cervicornis* II. Diel patterns of calcium carbonate accretion. *Coral Reefs*, 2:91-100.
- Glynn PW, D'croz L (1990) Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Nino-coincident coral mortality. *Coral reefs*, 8(4), 181-191.
- Glynn PW (1983) Extensive "bleaching" and death of reef corals on the Pacific coast of Panama. *Environmental Conservation*, 10(2) :149-154.
- Glynn PW (1984) Widespread coral mortality and the 1982-83 El Nino warming event. *Environmental Conservation*, 11(2), 133-146.
- Glynn PW, Colgan MW (1992) Sporadic disturbances in fluctuating coral reef environments: El Nino and coral reef development in the eastern Pacific. *Am Zool* 32:707-718
- Glynn PW (1993) Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral reefs*, 12(1), 1-17.
- Glynn PW, Mate JL, Baker AC, Calderon MO (2001). Coral bleaching and mortality in panama and ecuador during the 1997/1998 El Nino Southern Oscillation Event: spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982/1983 event. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 79-109.
- Goff LJ (1982) Symbiosis and parasitism: another viewpoint. *Bioscience*, 32:255-256
- Gomez-Cabrera M, Ortiz JC, Loh WKW, Ward S, Hoegh-Guldberg O (2008). Acquisition of symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium*) by juveniles of the coral *Acropora longicyathus*. *Coral Reefs*, 27: 219-226.

- Gonzalez JM, Torreton JP, Dufour P, Charpy L (1998) Temporal and spatial dynamics of the pelagic microbial food web in an atoll lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.*, 16:53–64.
- Gorbunov MY, Kolber ZS, Lesser MP, Falkowski PG (2001) Photosynthesis and photoprotection in symbiotic corals. *Limnol Oceanogr*, 46:75-85.
- Gordon BR, Leggat W, (2010) Symbiodinium-invertebrate symbioses and the role of metabolomics. *Mar. Drugs*, 8:2546-2568.
- Goulet TL (2006) Most corals may not change their symbionts. *MEPS*, 321: 7.
- Goulet TL (2007) Most scleractinian corals and octocorals host a single symbiotic zooxanthella clade. *MEPS*, 335:243–248
- Goulet T, Coffroth M (2003) Genetic composition of zooxanthellae between and within colonies of the octocoral *Plexaura kuna*, based on small subunit rDNA and multilocus DNA fingerprinting. *Mar Biol*, 142:233-239.
- Grottoli AG, Rodrigues LJ, Juarez C (2004) Lipids and stable carbon isotopes in two species of Hawaiian corals, *Porites compressa* and *Montipora verrucosa*, following a bleaching event. *Marine Biology*, 145:621-631.
- Grottoli AG, Rodrigues LJ, Palardy JE (2006) Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, 440 :1186-1189
- Guest JR, Baird AH, Maynard JA, Muttaqin E, Edwards AJ, Campbell SJ, Yewball K, Affendi YA, Chou LM (2012) Contrasting patterns of coral bleaching susceptibility in 2010 suggest an adaptive response to thermal stress. *PLoS ONE*, 7: e33353.
- Guillemot N, Chabanet P, Pape OL (2010) Cyclone effects on coral reef habitats in New Caledonia (South Pacific). *Coral Reefs*, 29, 445-453.
- Haapkylä J, Seymour AS, Trebilco J, Smith D (2007) Coral disease prevalence and coral health in the Wakatobi Marine Park, South-East Sulawesi, Indonesia. *J Mar Bio Assoc.UK.*, 87: 403–414.
- Hall-Spencer JM, Rodolfo-Metalpa R, Martin S, Ransome E, Fine M, Turner SM, et al. (2008) Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, 454(7200): 96-99.
- Halpern B, Selkoe K, Micheli F, Kappel C (2007) Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats. *Conserv. Biol.*, 21 :1301–1315.
- Harriott VJ (1999) Coral recruitment at a high latitude Pacific site: A comparison with Atlantic reefs. *Bulletin of Marine Science*, 65: 881-889.
- Harrison PL (1990) Sperm morphology and fertilization strategies in scleractinian corals. *Adv. Invertebr. Reprod.*, 5:299–304.
- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In *CoralReefs*, ed. Z Dubinsky, pp. 133–207. Amsterdam: Elsevier.
- Harvell CD, Kim K, Burkholder JM, Colwell RR, Epstein PR, et al. (1999) Review: Marine ecology - Emerging marine diseases - Climate links and anthropogenic factors. *Science*, 285: 1505–1510.
- Harvell CD, Mitchell CE, Ward JR, Altizer S, Dobson AP, Ostfeld RS, Samuel MD (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296: 2158–2162.
- Harvell D, Aronson R, Baron N, Connell J, Dobson A, Ellner S, Gerber L, Kim K, Kuris A, McCallum H, Lafferty K, McKay B, Porter J, Pascual M, Smith G, Sutherland K, Ward J (2004) The rising tide of ocean diseases: unsolved problems and research priorities. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 375–382.
- Harvell D, Jordán-Dahlgren E, Merkel S, Rosenberg E, Raymundo L, Smith G, Weil E, Willis B. (2007) Coral disease, environmental drivers, and the balance between coral and microbial associates. *Oceanography*, 20:172-195.
- Hashimoto K, Shibuno T, Murayama-Kayano E, Tanaka H, Kayano T (2004) Isolation and characterization of stress-responsive genes from the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs*, 23:485-491.
- Hay ME, Parker JD, Burkepille DE, Caudill CC, Wilson AE, Hallinan ZP et al. (2004). Mutualisms and aquatic community structure: the enemy of my enemy is my friend. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35:175–197.
- Hayes M, Eytan R, Hellberg M (2010) High amino acid diversity and positive selection at a putative coral immunity gene (tachylectin-2). *BMC Evol. Biol.*, 10:150.
- Hendriks IE, Duarte CM (2010) Ocean acidification: Separating evidence from judgment—A reply to Dupont et al. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(2), 186-190.
- Hennige SJ, Suggett DJ, Warner ME, McDougall KE, Smith DJ (2009) Photobiology of Symbiodinium revisited: bio-physical and bio-optical signatures. *Coral Reefs*, 28:179–195
- Herfort L, Thake B, Taubner I (2008) Bicarbonate stimulation of calcification and photosynthesis in two hermatypic corals. *Journal of Phycology*, 44: 91–98.
- Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, Rehner SA (1999) The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol Evol* 14:49–53
- Hill R, Brown CM, DeZeeuw K, Campbell DA, Ralph PJ (2011) Increased rate of D1 repair in coral symbionts during bleaching is insufficient to counter accelerated photo-inactivation. *Limnol Oceanogr* 56: 139–146.
- Hillis DM, Dixon MT (1991) Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *Quart. Rev. Biol.*, 66:411-453.

- Hirose M, Yamamoto H, Nonaka M (2008) Metamorphosis and acquisition of symbiotic algae in planula larvae and primary polyps of *Acropora* spp. *Coral Reefs* 27: 247–254.
- Hirsch AM (1999) Role of lectins (and rhizobial exopolysaccharides) in legume nodulation. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2:320-326.
- Hoarau G, Coyer JA, Stam WT, Olsen JL (2007) A fast and inexpensive DNA extraction/purification protocol for brown macroalgae. *Mol Ecol Notes*, 7:191-193
- Hoegh-Guldberg O (2004) Coral reefs in a century of rapid environmental change. *Symbiosis*, 37:1-31.
- Hodgson G (1990) Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs* 9, 41–43.
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and freshwater research*, 50(8), 839-866.
- Hoegh-Guldberg O, Smith GJ (1989) The effect of sudden changes in temperature, light and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stylophora pistillata* Esper and *Seriatopora hystrix* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 129(3), 279-303.
- Hoegh-Guldberg O, Salvat B (1995) Periodic mass-bleaching and elevated sea temperatures: bleaching of outer reef slopes in Moorea French Polynesia. *Mar Ecol Prog Ser* 21: 81–88
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A et Hatzioiols ME (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318:1737- 1742.
- Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523-1528.
- Hofmann GE, Barry JP, Edmunds PJ, Gates RD, Hutchins DA, Klinger T, Sewell MA (2010) The effect of ocean acidification on calcifying organisms in marine ecosystems: an organism-to-ecosystem perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41 :127-147.
- Holmes MR, Aminot A, K erouel R, Hooker BA, Peterson BJ (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Can J Fish Aquat Sci*, 56: 1801-1808
- Houlbr que F, Ferrier-Pag s C (2009) Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biological Reviews*, 84(1): 1-17.
- Houlbr que F, Rodolfo-Metalpa R, Jeffree R, Oberhansli F, Teyssie JL, Boisson F, Al-Trabeen K, Ferrier-Pages C (2012) Effects of increased pCO₂ on zinc uptake and calcification in the tropical coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, 31(1) : 101-109.
- Holcomb M, Cohen AL, Gabitov RI, Hutter JL (2009) Compositional and morphological features of aragonite precipitated experimentally from seawater and biogenically by corals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 73, 4166–4179.
- Howarth R, Anderson D, Cloern J, Elfring C, Hopkinson CS, Lapointe B, Malone T, Marcus N, McGlathery K, Sharpley A, Walker D (2000) Nutrient Pollution of coastal rivers, bays, and seas. *Issues in Ecology* 7:17.
- Howells EJ, Beltran VH, Larsen NW, Bay LK, Willis BL, van Oppen MJH (2012) Coral thermal tolerance shaped by local adaptation of photosymbionts. *Nature Climate Change*, 2:116–120.
- Howells EJ, Willis BL, Bay LK, Van Oppen MJH (2013) Spatial and temporal genetic structure of *Symbiodinium* populations within a common reef-building coral on the Great Barrier Reef. *Mol Ecol*, 22, 3693–3708.
- Hughes TP, Connell JH (1999) Multiple stressors on coral reefs: a long-term perspective. *Limnology and Oceanography* 44: 932-940
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O et al., (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301 : 929-933.
- Hughes TP, Rodrigues MJ, Bellwood DR, Ceccarelli D, et al. (2007) Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Curr Biol*, 17:360-365
- Iglesias-Prieto R, Matta JL, Robins WA, Trench RK (1992) Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89: 10302–10305.
- Iglesias-Prieto R, Beltran VH, LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, Thome PE (2004) Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 271: 1757–1763.
- Iguchi A, Ozaki S, Nakamura T, Inoue M, Tanaka Y, et al. (2012) Effects of acidified seawater on coral calcification and symbiotic algae on the massive coral *Porites australiensis*. *Mar Environ Res* 73: 32–36.
- Inoue M, Suwa R, Suzuki A, Sakai K, Kawahata H (2011) Effects of seawater pH on growth and skeletal U/Ca ratios of *Acropora digitifera* coral polyps. *Geophysical Research Letters* 38(12): L12809.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2007) Working Group I report 'The physical science basis'. Available at: <http://ipcc-wg1.ucar.edu/wg1/wg1-report.html>
- Janeway CA, Medzhitov R (2002) Innate immune recognition. *Annu Rev Immunol*, 20:197–216.

- Jaubert J (1977) Light, metabolism and growth forms of the hermatypic scleractinian coral *Synaraea convexa* Verrill in the lagoon of Moorea (French Polynesia). Third International Coral Reef Symposium, Florida, pp. 483–488.
- Jeffrey SW, Humphrey GF (1975) New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem Physiol Pflanz*, 167:1-194.
- Jokiel PL, Coles SL (1990) Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral reefs*, 8(4), 155-162.
- Jokiel PL, Hunter CL, Taguchi S, Watari L (1993) Ecological impact of a fresh- water “reef kill” in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs* 12, 177–184.
- Jones RJ, Hoegh-Guldberg O, Larkum AWD, Schreiber U, (1998) Temperature-induced bleaching of corals begins with impairment of the CO₂ fixation mechanism in zooxanthellae. *Plant Cell Environ.*, 21: 1219–1230.
- Jones RJ, Bowyer J, Hoegh-Guldberg O, Blackall LL (2004) Dynamics of a temperature-related coral disease outbreak. *Mar Ecol Prog Ser*, 281: 63–77.
- Jones AM, Berkelmans R, van Oppen MJH, Mieog JC, Sinclair W (2008) A community change in the algal endosymbionts of a scleractinian coral following a natural bleaching event: Weld evidence of acclimatization. *Proc R Soc B*, 275:1359–1365.
- Jones A, Berkelmans R (2010) Potential costs of acclimatization to a warmer climate: growth of a reef coral with heat tolerant vs. sensitive symbiont types. *PLoS One*, 5(5), e10437.
- Jury CP, Whitehead RF, Szmant AM (2010) Effects of variations in carbonate chemistry on the calcification rates of *Madracis auretenra* (1/4*Madracis mirabilis* sensu Wells, 1973): bicarbonate concentrations best predict calcification rates. *Glob. Change Biol.* 16:1632-1644.
- Kaniewska P, Campbell PR, Kline DI, Rodriguez-Lanetty M, Miller DJ, et al. (2012) Major cellular and physiological impacts of ocean acidification on a reef- building coral. *PLoS ONE*, 7(4): e34659.
- Karako-Lampert S, Hershkovits G, Stambler N et al (2006) Differential gene expression in *Symbiodinium microadriaticum* clade B following stress. *Mar Biotechnol*, 8:268–274.
- Kayal M, Lenihan HS, Pau C, Penin L, Adjeroud M (2011) Associational refuges among corals mediate impacts of crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreak. *Coral Reefs*, 30(3) :827-837.
- Kayal M, Vercelloni J, Lison de Loma T, Bosserelle P, Chancerelle Y, Geoffroy S, Stievenart C, Michonneau F, Penin P, Planes S, Adjeroud M. (2012) Predator Crown-of-Thorns Starfish (*Acanthaster planci*) Outbreak, Mass Mortality of Corals, and Cascading Effects on Reef Fish and Benthic Communities. *PloS One*, 7(10) : e47363
- Kiers ET, Palmer TM, Ives AR, Bruno JF, Bronstein JL (2010) Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecol. Lett.*, 13:1459–1474.
- Kilpatrick DC (2002) Animal lectins: a historical introduction and overview. *Biochim Biophys Acta*, 1572:187–197.
- Kinzie RA III, Takayama M, Santos SR, Coffroth MA (2001) The adaptive bleaching hypothesis: experimental tests of critical assumption. *Biol Bull*, 200:51–58
- Knowlton N, Rohwer F (2003). Multispecies microbial mutualisms on coral reefs: the host as a habitat. *the american naturalist*, 162(S4):S51-S62.
- Kleypas, J. A., & Langdon, C. (2006). Coral reefs and changing seawater carbonate chemistry. *Coastal and estuarine studies*, 61 :73-110.
- Kroeker KJ, Kordas RL, Crim RN, Singh GG (2010) Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecology letters*, 13(11) :1419-1434.
- Kühl M, Cohen Y, Dalsgaard T, et al. (1995) Microenvironment and photosynthesis of zooxanthellae in scleractinian corals studies with microsensors for O₂, pH and light. *MEPS*, 117: 159–72.
- Kuntz NM, Kline DI, Sandin SA, Rohwer F (2005) Pathologies and mortality rates caused by organic carbon and nutrient stressors in three Caribbean coral species. *Mar Ecol Prog Ser*, 294: 173–180.
- Kushmaro A, Loya Y, Fine M, Rosenberg E (1996) Bacterial infection and coral bleaching. *Nature*, 380:396
- Kushmaro A, Rosenberg E, Fine M, Ben-Haim Y, Loya Y (1998) Effect of temperature on bleaching of the coral *Oculina patagonica* by *Vibrio* AK-1. *MEPS*, 171: 131-137.
- Kushmaro A, Banin E, Loya Y, Stackebrandt E, Rosenberg E (2001) *Vibrio shiloi* sp. nov., the causative agent of bleaching of the coral *Oculina patagonica*. *Int J Sys Evol Microbiol* 51: 1383–1388.
- Kvennefors ECE, Leggat W, Hoegh-Guldberg O, Degnan BM, Barnes AC (2008) An ancient and variable mannose-binding lectin from the coral *Acropora millepora* binds both pathogens and symbionts. *Dev. Comp. Immunol.*, 32 :1582–1592.
- Lacaze JC (1996) L'eutrophisation des eaux marines et continentales – causes, manifestations, conséquences et moyens de lutte. *Ellipses*, 191p
- Ladner JT, Barshis DJ, Palumbi SR (2012) Protein evolution in two co-occurring types of *Symbiodinium* : an exploration into the genetics basis of thermal tolerance in *Symbiodinium* clade D. *BMC Evolutionary*

- Lafferty KD, Porter JW, Ford SE (2004) Are diseases increasing in the ocean? *Ann Rev Ecol Syst*, 35: 31–54.
- LaJeunesse TC (2001) Investigating the biodiversity, ecology and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium* using the ITS region: In search of a “species” level marker. *J. Phycol.*, 37:866–80
- LaJeunesse TC (2002) Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. *Mar Biol*, 141:387–400
- LaJeunesse TC, Loh WKW, Van Woesik R, Hoegh-Guldberg O, Schmidt GW, Fitt WK (2003) Low symbiont diversity in southern Great Barrier Reef corals, relative to those of the Caribbean. *Limnology and Oceanography*, 48(5) :2046–2054
- LaJeunesse TC, Bhagooli R, Hidaka M, Done T, de Vantier L, Schmidt GW et al (2004a) Closely-related *Symbiodinium* spp. differ in relative dominance within coral reef host communities across environmental, latitudinal, and bio- geographic gradients. *Mar Ecol Prog Ser* 284:147–161.
- LaJeunesse TC, Thornhill DJ, Cox EF, Stanton FG, Fitt WK, Schmidt GW (2004b). High diversity and host specificity observed among symbiotic dinoflagellates in reef coral communities from Hawaii. *Coral reefs*, 23(4) :596-603.
- LaJeunesse TC, Lee S, Bush S, Bruno JF (2005) Persistence of non-Caribbean algal symbionts in Indo-Pacific mushroom corals released to Jamaica 35 years ago. *Coral Reefs*, 24(1), 157-159.
- LaJeunesse TC (2005) Species” radiations of symbiotic dinoflagellates in the Atlantic and Indo-Pacific since the Miocene-Pliocene transition. *Molecular Biology and Evolution*, 22(3) :570-581.
- LaJeunesse TC, Reyes-Bonilla H, Warner ME (2007) Spring “bleaching”among *Pocillopora* in the Sea of Cortez, eastern Pacific. *Coral Reefs*, 26(2):265-270.
- LaJeunesse TC, Bonilla HR, Warner ME, Wills M, Schmidt GW, Fitt WK (2008) Specificity and stability in high latitude eastern Pacific coral-algal symbioses. *Limnology and Oceanography*, 53(2):719-727.
- LaJeunesse TC, Finney JC, Smith, RT, Oxenford H (2009) Outbreak and persistence of opportunistic symbiotic dinoflagellates during the 2005 Caribbean mass coral ‘bleaching’ event. *Proc. R. Soc. B*, 276:4139-4148.
- LaJeunesse TC, Pettay DT, Sampayo EM, Phongsuwan N, Brown B, Obura DO, Fitt, W. K. (2010b). Long-standing environmental conditions, geographic isolation and host–symbiont specificity influence the relative ecological dominance and genetic diversification of coral endosymbionts in the genus *Symbiodinium*. *Journal of Biogeography*, 37(5), 785-800.
- LaJeunesse TC, Smith R, Walther M, Pinzón J, Pettay DT, McGinley M, Warner ME (2010c). Host–symbiont recombination versus natural selection in the response of coral–dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696):2925-2934.
- LaJeunesse TC, Loh W, Trench RK (2009) Do introduced endosymbiotic dinoflagellates ‘take’ to new hosts? *Biol Invasions*, 11:995–1003.
- LaJeunesse TC, Parkinson JE, Reimer JD (2012) A genetics-based description of *Symbiodinium minutum* sp. nov. And *S. psymophilum* sp. nov. (dinophyceae), two dinoflagellates symbiotic with cnidaria. *J. of Phycology*, 48(6) :1380-1391.
- Langdon C, Atkinson MJ (2005) Effect of elevated pCO₂ on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment. *J Geophys Res*, 110:C09S07
- Lapointe BE (1997) Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol Oceanogr*, 42:1119–1131.
- Laurent V, Maamaatuaiahutapu K, Maiou J et Varney P (2004) Atlas climatologique de la Polynésie française. Météo France, Papeete, 205p
- Leclercq N, Gattuso J-P, Jaubert J (2002) Primary production, respiration, and calcification of a coral reef mesocosm under increased CO₂ partial pressure. *Limnol Oceanogr* 47:558–564
- Leggat W, Badger M, Yellowlees D (1999). Evidence for an inorganic carbon concentrating mechanism in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium* sp. *Plant Physiology*, 121: 1247–1255.
- Lesser MP (2004) Experimental bioogy of coral reef ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300 :217-252.
- Lesser MP, Mazel CH, Gorbunov MY, Falkowski PG (2004b) Discovery of symbiotic nitrogen-fixing cyanobacteria in corals. *Science*, 305: 997–1000.
- Lesser MP (2006) Oxidative stress in marine environments: biochemistry and physiological ecology. *Annu Rev Physiol*, 68: 253–78.
- Lesser MP, Farrell JH (2004) Exposure to solar radiation increases damage to both host tissues and algal symbionts of corals during thermal stress. *Coral Reefs*, 23:367–377
- Lesser MP, Falcón LI, Rodríguez-Román A, Enriquez S, Hoegh-Guldberg O, Iglesias-Prieto R (2007) Nitrogen fixation by symbiotic cyanobacteria provides a source of nitrogen for the scleractinian coral *Montastraea cavernosa*. *MEPS*, 346: 143–152.
- Lesser MP, Stat M, Gates RD (2013) The endosymbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium* sp.) of corals are

- parasites and mutualists. *Coral Reefs*, 1-9.
- Lewis CL, Coffroth MA (2004) The acquisition of exogenous algal symbionts by an octocoral after bleaching. *Science*, 304:1490-1492
- Little AF, van Oppen MJH, Willis BL (2004) Flexibility in algal endosymbioses shapes growth in reef corals. *Science*, 304:1492-1494
- Loh WK, Carter D, Hoegh-Guldberg O (1998). Diversity of Zooxanthellae from Scleractinian Corals of One Tree Island (The Great Barrier Reef). In: Greenwood JG, Hall NJ (eds) Proceedings of the Australian coral reef Society 75th anniversary conference, Heron Island, pp 141–150
- Loh WKW, Loi T, Carter D, Hoegh-Guldberg O. (2001) Genetic variability of the symbiotic dinoflagellates from the wide ranging coral species *Seriatopora hystrix* and *Acropora longicyathus* in the Indo-West Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 222:97–107.
- Loram JE, Boonham N, O'Toole P, Trapido-Rosenthal HG, Douglas AE (2007) Molecular quantification of symbiotic dinoflagellate algae of the genus *Symbiodinium*. *Biol Bull*, 212:259-268.
- Loya Y, K Sakai, K Yamazato, Y Nakano, H Sembali, R van Woesik (2001) Coral bleaching: the winners and losers. *Ecol Lett*, 4:122–131.
- Littman RA, van Oppen MJH, Willis BL (2008) Methods for sampling free-living *Symbiodinium* (zooxanthellae) and their distribution and abundance at Lizard Island (Great Barrier Reef). *JEMBE*, 364(1): 48-53.
- Madan T, Eggleton P, Kishore U, Strong P, Aggrawal SS, Sarma PU, et al. (1997) Binding of pulmonary surfactant proteins A and D to *Aspergillus fumigatus* conidia enhances phagocytosis and killing by human neutrophils and alveolar macrophages. *Infect Immun*, 65(8):3171.
- Magalon H, Flot JF, Baudry E (2007) Molecular identification of symbiotic dinoflagellates in Pacific corals in the genus *Pocillopora*. *Coral Reefs*, 26:551–558.
- Manning MM, Gates RG (2008) Diversity in populations of free-living *Symbiodinium* from a Caribbean and Pacific reef. *Limnol. Oceanogr.*, 53(5) :1853–1861.
- Marshall PA et al. Baird (2000) Bleaching of corals on the Great Barrier Reef: differential susceptibilities amongst taxa. *Coral Reefs*, 19:155–163.
- Marubini F, Ferrier-Pages C, Furla P, Allemand S (2008) Coral calcification responds to seawater acidification: A working hypothesis towards a physiological mechanism. *Coral Reefs* 27: 491–499.
- Matz MV, Marshall NJ, Vorobyev M (2006) Symposium-in-print: Green fluorescent protein and homologs. *Photochemistry and Photobiology*, 82: 345–350.
- Matz MV, Fradkov AF, Labas YA, Savitsky AP, Zaraisky AG, et al. (1999) Fluorescent proteins from nonbioluminescent Anthozoa species. *Nat Biotechnol*, 17: 969–973.
- Maynard JA, AH Baird et MS Pratchett (2008) Revisiting the Cassandra syndrome: the changing climate of coral reef research. *Coral Reefs* 27:745–749.
- McClanahan TR, Maina J, Starger CJ, Herron-Perez P et Dusek E (2005) Detriments to post-bleaching recovery of corals. *Coral Reefs*, 24: 230-246
- McClanahan TR, Ateweberhan M, Muhando CA, Maina J, Mohammed MS (2007) Effects of climate and seawater temperature variation on coral bleaching and mortality. *Ecol Monogr* 77: 503–525
- McClanahan TR, Weil E, Maina J (2009) Strong relationship between coral bleaching and growth anomalies in massive *Porites*. *Global Change Biology*, 15: 1804–1816.
- McCulloch M, Fallon S, Wyndham T, Hendy E, Lough J, Barnes D (2003) Coral record of increased sediment flux to the inner Great Barrier Reef since European settlement. *Nature*, 421:727-730
- McGinley MP, Aschaffenburg MD, Pettay DT, Smith RT, LaJeunesse TC, Warner ME (2012) *Symbiodinium* spp. in colonies of eastern Pacific *Pocillopora* spp. are highly stable despite the prevalence of low-abundance background populations. *MEPS*, 462:1-7.
- McManus JW, Polsenberg JF (2004) Coral-algal shifts on coral reefs : ecological and environmental aspects. *Progress in oceanography*, 60(2-4) :263-279.
- Meehl GA, Arblaster JM, Tebaldi C (2007) Contributions of natural and anthropogenic forcing to changes in temperature extremes over the United States. *Geophysical Research Letters*, 34(19), L19709.
- Meredith P, Powell BJ, Riesz J, Nighswander-Rempel SP, Pederson MR, et al. (2006) Towards structure-property-function relationships for eumelanin. *Soft Matter*, 2: 37–44.
- Michalek-Wagner K, Willis BL (2001) Impacts of bleaching on the soft coral *Lobophytum compactum*. I. Fecundity, fertilization and offspring viability. *Coral Reefs*, 19(3), 231-239.
- Mieog J, Van Oppen MJH, Cantin N, Stam W, Olsen J (2007) Real-time PCR reveals a high incidence of *Symbiodinium* clade D at low levels in four scleractinian corals across the Great Barrier Reef: implications for symbiont shuffling. *Coral Reefs*, 26:449–457
- Mieog JC, Van Oppen MJH, Berkelmans R, Stam WT, Olsen JL (2009a) Quantification of algal endosymbionts (*Symbiodinium*) in coral tissue using real-time PCR. *Molecular Ecology Resources*, 9 :74-82.
- Mieog JC, Olsen JL, Berkelmans R, Bleuler-Martinez SA, Willis BL, van Oppen MJH (2009b) The roles and

- interactions of symbiont, host and environment in defining coral fitness. *PLoS ONE* 4:e6364.
- Moran PJ (1986) The Acanthaster phenomenon. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, 24:37-480.
- Moss B (2010). Climate change, nutrient pollution and the bargain of Dr Faustus. *Freshwater Biology*, 55(s1), 175-187.
- Moulder JW (1979) The cell as an extreme environment. *Proceedings of the Royal Society B*, 204, 199–210.
- Mullen KM, Peters EC, Harvell CD (2004) in *Coral Health and Disease* (eds Rosenberg, E. & Loya, Y.) 377–399 (Springer, Berlin, New York, 2004).
- Muller WE, Zahn RK, Kurelec B, Lucu C, Muller I, Uhlenbruck G (1981) Lectin, a possible basis for symbiosis between bacteria and sponges. *J. Bacteriol.*, 145, 548–558.
- Muller-Parker G, D'Elia CF (1997) Interactions between corals and their symbiotic algae. Pages 96–133 in C. Birkeland, ed. *Life and death of coral reefs*. Chapman & Hall, New York.
- Murphy J, Riley JP, (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, 26:31–36.
- Muscatine L, Porter J (1977) Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *BioScience*, 27(7):454–460.
- Muscatine L, Falkowski PG, Dubinsky Z, Cook TA, McCloskey LR (1989) The effect of external nutrients resources on the population dynamic of zooxanthellae in reef coral. *Proceeding of Royal Society Series B-Biological sciences*, 236(1284) :311-324.
- Muscatine L (1990) The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In: Dubinsky, Z. (Ed.), *Coral Reefs Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, pp. 75-87.
- Muse SV (1995) Evolutionary analyses of DNA sequences subject to constraints on secondary structure. *Genetics*, 139, 1429–1439.
- Naumann MS, Richter C, el-Zibdach M, Wild C (2009) Coral mucus as an efficient trap for picoplanktonic cyanobacteria : implications for pelagic-benthic coupling in the reef ecosystem. *Marine Ecology-Progress Series*, 385 :65-76.
- Newberger NC, Ranzer LK, Boehnlein JM, Kerr RG (2006) Induction of terpene biosynthesis in dinoflagellate symbionts of Caribbean gorgonians. *Phytochemistry*, 67:2133–2139.
- Noonan SHC, Fabricius KE, Humphrey C (2013) Symbiodinium Community Composition in Scleractinian Corals Is Not Affected by Life-Long Exposure to Elevated Carbon Dioxide. *PLoS One*, 8(5) :e63985.
- Norström AV, Nyström M, Lokrantz J, Folke (2009) Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts. *MEPS*, 376: 295–306.
- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human- dominated environment. *Trends Ecol Evol*, 15:413-417
- Oliver JK, Berkemans R, Eakin CM (2009) Coral bleaching in space and time. In: van Oppen MJH, Lough JM, editors. *Coral Bleaching*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 21-39.
- Olson, N.D. et al. (2009) Diazotrophic bacteria associated with Hawaiian Montipora corals: Diversity and abundance in correlation with symbiotic dinoflagellates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 371:140-146.
- Orr JC, Fabry VJ, Aumont O, Bopp L, Doney SC, Feely RA, et al. (2005) Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437(7059), 681-686.
- Orr JC (2011) Recent and future changes in ocean carbonate chemistry. *Ocean Acidification*. Oxford University Press, Oxford, 41-66.
- Ortiz JC, González-Rivero M, Mumby PJ (2013). An Ecosystem-Level Perspective on the Host and Symbiont Traits Needed to Mitigate Climate Change Impacts on Caribbean Coral Reefs. *Ecosystems*, 1-13.
- Ortiz JC, Gonzalez-Rivero M, Mumby PJ (2013) Can a thermally tolerant symbiont improve the future of Caribbean coral reefs? *Global Change Biology*, 19:273–281.-
- Padilla-Gamiño JL, Hanson KM, Stat M, Gates RD (2012a) Phenotypic plasticity of the coral *Porites rus*: Acclimatization responses to a turbid environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 434–435 (2012) 71–80.
- Pages J, Andrefouet S, Delesalle B, Prasil V (2001) Hydrology and trophic state in Takapoto Atoll lagoon: comparison with other Tuamotu lagoons. *Aquatic Living Resources*, 14(3) : 183-193
- Palmer TM, Stanton ML, Young TP (2003) Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *Am Nat* 162: S63–S79.
- Pandolfi JM, Connolly SR, Marshall DJ, Cohen AL (2011) Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science*, 333:418–422.
- Pantos O, Cooney RP, Le Tissier MDA, Barer MR, O'Donnell AG, Bythell JC (2003) The bacterial ecology of a plague-like disease affecting the Caribbean coral *Montastraea annularis*. *Environ Microbiol*, 5: 370–382.
- Pasternak Z, Blasius B, Abelson A, Achituv Y (2006) Host finding behaviour and navigation capabilities of symbiotic zooxanthellae. *Coral Reefs*, 25:201–207.
- Pawlowski J, Holzmann M, Fahrni JF, Pochon X, Lee JJ (2001) Molecular identification of algal endosymbionts in large miliolid Foraminifera: 2 dinoflagellates. *J. Euk. Microbiol.*, 48:368–373.

- Penin L, Adjeroud M, Schrimm M, Lenihan H (2007b). High spatial variability in coral bleaching around Moorea (French Polynesia): patterns across locations and water depths. *Comptes Rendus Biologies*, 330 :171–181.
- Penin P, Vidal-Dupiol J, Adjeroud M (2012) Response of coral assemblages to thermal stress: are bleaching intensity and spatial patterns consistent between events? *Environ Monit Assess*, DOI 10.1007/s10661-012-2923-3
- Perez SF, Cook CB, Brooks WR (2001) The role of symbiotic dinoflagellates in the temperature-induced bleaching response of the subtropical sea anemone *Aiptasia pallida*. *J Exp Mar Biol Ecol* 256:1–14
- Perez S, Weis V (2006) Nitric oxide and cnidarian bleaching: an eviction notice mediates breakdown of a symbiosis. *J Exp Biol*, 209:2804–2810
- Pettay DT, LaJeunesse TC (2007) Microsatellites from clade B *Symbiodinium* spp. specialized for Caribbean corals in the genus *Madracis*. *Mol. Ecol. Notes* 7, 1271–1274.
- Pinzón JH, LaJeunesse TC (2011) Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Molecular Ecology* 20:311–325
- Plowright, R.K. Sokolow SH, Gorman ME, Daszak P, Foley JE (2008) Causal inference in disease ecology: investigating ecological drivers of disease emergence. *Front. Ecol. Environ.* 6 :420–429
- Pochon X, Pawlowski J, Zaninetti L, Rowan R (2001) High genetic diversity and relative specificity among *Symbiodinium*-like endosymbiotic dinoflagellates in soritid foraminiferans. *Mar. Biol.*, 139:1069–78.
- Pochon X, Garcia-Cuetos L, Baker AC, Castella E, Pawlowski J (2004) One-year survey of a single Micronesian reef reveals extraordinarily rich diversity of *Symbiodinium* types in soritid foraminifera. *Coral Reefs* 26, 867–882.
- Pochon X, Montoya-Burgos JI, Stadelmann B, Pawlowski J (2006) Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Mol Phylogenet Evol*, 38:20–30
- Pochon X, Garcia-Cuetos L, Baker AC, Castella E, Pawlowski J (2007) One-year survey of a single Micronesian reef reveals extraordinarily rich diversity of *Symbiodinium* types in soritid foraminifera. *Coral Reefs*, 26(4) :867–882.
- Pochon X, Gates RD (2010) A new *Symbiodinium* clade (Dinophyceae) from soritid foraminifera in Hawaii. *Mol Phylogenet Evol*, 56(1):492–497
- Pollock FJ, Morris PJ, Willis BL, Bourne DG (2010) Detection and quantification of the coral pathogen *Vibrio coralliilyticus* by real-time PCR with TaqMan fluorescent probes. *Applied and environmental microbiology*, 76(15):5282–5286.
- Pollock FJ, Morris PJ, Willis BL, Bourne DG (2011) The urgent need for robust coral disease diagnostics. *PLoS Pathog*, 7:e1002183.
- Porter JW, Fitt WK, Spero HJ, Rogers CS, White MW (1989) Bleaching in reef corals: physiological and stable isotopic responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(23):9342–9346.
- Pouvreau S, Boday A, Buestel D (2000) In situ suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: combined effects of body size and weather-related seston composition. *Aquaculture*, 181:91–113.
- Pratchett MS, Schenk TJ, Baine M, Syms C, Baird AH (2009) Selective coral mortality associated with outbreaks of *Acanthaster planci* L. in Bootless Bay, Papua New Guinea. *Marine Environmental Research*, 67:230–236.
- Previati M, Scinto A, Cerrano C, Osinga R (2010) Oxygen consumption in Mediterranean octocorals under different temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 390(1) : 39–48.
- Prescott M, Ling M, Beddoe T, Oakley AJ, Dove S, et al. (2003) The 2.2 Å crystal structure of a pocilloporin pigment reveals a nonplanar chromophore conformation. *Structure*, 11: 275–284.
- Protas ME, Patel NH (2008) Evolution of Coloration Patterns. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 24: 425–446.
- Putnam HM, Stat M, Pochon X, Gates RD (2012) Endosymbiotic flexibility associates with environmental sensitivity in scleractinian corals. *Proc Royal Soc B.*, 279(1746):4352–4361.
- Ragni L, Berardinelli A, Vannini L, Montanari C, Sirri F, Guerzoni ME, Guarnieri A (2010) Non-thermal atmospheric gas plasma device for surface decontamination of shell eggs. *Journal of Food Engineering*, 100(1) :125–132.
- Rands ML, Loughman BC, Douglas AE (1993) The Symbiotic Interface in an Alga Invertebrate Symbiosis. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 253:161–165.
- Reaka-Kudla M, Wilson D, Wilson E (1997) Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources. Joseph Henry Press, Washington, D.C.
- Reynolds WS, Schwarz JA, Weis VM (2000) Symbiosis-enhanced gene expression in cnidarian-algal associations: cloning and characterization of a cDNA, sym32, encoding a possible cell adhesion protein. *Comp Biochem Physiol A Physiol*, 126:33–44.
- Reynolds JM, Bruns BU, Fitt WK, Schmidt GW (2008) Enhanced photoprotection pathways in symbiotic

- dinoflagellates of shallow water corals and other cnidarians. *PNAS*, 105(4):17206.
- Richardson LL (2004) Black band disease. In: Rosenberg E, Loya Y (Eds.) *Coral Health and Disease* Springer-Verlag, 325–336.
- Richardson LL, Aronson R (2002) Infectious diseases of reef corals. Pp. 1,225–1,230 in *Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium, Volume 1, Bali, Indonesia*.
- Richardson LL, Smith GW, Ritchie KB, Carlton RG (2001) Integrating microbiological, micro-sensor, molecular, and physiologic techniques in the study of coral disease pathogenesis. *Hydrobiologia*, 460:71–89.
- Ries JB, Cohen AL, McCorkle DC (2009). Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology*, 37(12) :1131-1134.
- Ries JB (2012) Oceanography: A sea butterfly flaps its wings. *Nature Geoscience*, 5(12) :845-846.
- Ritchie KB, Smith GW (1995) Preferential carbon utilization by surface bacterial communities from water mass, normal and white-band diseased *Acropora cervicornis*. *Mol Mar Biol Biotechnol*, 4:105–107
- Ritchie KB, Smith GW (1998) Type II white-band disease. *Revista de Biología Tropical*, 46:199–203.
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, Hawkins JP, Allen GR, McAllister DE, Mittermeier CG, Schueler FW, Spalding M, Wells F, Vynne C, Werner TB (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295(5558):1280-1284.
- Robison JD, Warner ME (2006) Differential impacts of photoacclimation and thermal stress on the photobiology of four different phylotypes of symbiodinium (pyrrhophyta) 1. *Journal of phycology*, 42(3):568-579.
- Rodolfo-Metalpa R, Houlbrèque F, Tambutté É, Boisson F, Baggini C, Patti FP, Hall-Spencer JM (2011). Coral and mollusc resistance to ocean acidification adversely affected by warming. *Nature Climate Change*, 1(6) :308-312.
- Rodriguez-Lanetty M (2003) Evolving lineages of Symbiodiniumlike dinoflagellates based on ITS1 rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 152–168.
- Rodriguez-Lanetty M, Krupp DA, Weis VM (2004) Distinct ITS types of Symbiodinium in clade C correlate with cnidarian/dinoflagellate specificity during onset of symbiosis. *Mar Ecol Prog Ser* 275: 97–102.
- Rodriguez S, Cróquer A (2008) Dynamics of black band disease in a *Diploria strigosa* population subjected to annual upwelling on the northeastern coast of Venezuela. *Coral Reefs*, 27:381–388
- Roff G, Hoegh-Guldberg O, Fine M (2006) Intra-colonial response to Acroporid “white syndrome” lesions in tabular *Acropora* spp. (Scleractinia). *Coral Reefs*, 25: 255–264.
- Rogers CS (1979) The effect of shading on coral reef structure and function. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 41, 269–288.
- Rogers CS (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *MEPS*, 62:185–202.
- Rohwer F, M Breitbart J, Jara F Azam, Knowlton N (2001) Diversity of bacteria associated with the Caribbean coral *Montastraea franksi*. *Coral Reefs*, 20:85–95.
- Rohwer F, Seguritan V, Azam F, Knowlton N (2002) Diversity and distribution of coral-associated bacteria. *MEPS*, 243:1-10.
- Rohwer F, Kelley S (2004) Culture independent analyses of coral-associated microbes. In: Rosenberg E, Loya Y (eds). *Coral Health and Disease*. Springer-Verlag, New York, pp 265–277.
- Rosenberg E, Ben-Haim Y, Toren A, Banin E, Kushmaro A, Fine M, Loya Y, (1999) Effect of temperature on bacterial bleaching of corals. In: Rosenberg E (ed) *Microbial ecology and infectious disease*. American Society for Microbiology, Washington, DC, pp 242–254.
- Roseberg E (2004b) The bacterial disease hypothesis of coral bleaching. Pp 445-462 in E. Rosenberg and Y. Loya, edotors. *Coral health and disease*. Springer Velag, Berlin.
- Rosenberg E, Koren O, Reshef L, Efrony R, Zilber-Rosenberg I (2007) The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nat Rev*, 5: 355–362.
- Rotjan RD, Lewis SM (2008). Impact of coral predators on tropical reefs. *MEPS*, 367, 73-91.
- Roulin A (2004) The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological Reviews*, 79: 815–848.
- Rousseau Y, Galzin R, Maréchal JP (2010). Impact of hurricane Dean on coral reef benthic and fish structure of Martinique, French West Indies. *Cybiurn*, 34:243-256.
- Rowan R (1998) Diversity and ecology of zooxanthellae on coral reefs. *J Phycol*, 344:7–17
- Rowan R (2004). Coral bleaching: thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, 430(7001), 742-742.
- Rowan R, Powers DA (1991) Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *MEPS*, 71:65–73.
- Rowan R, Powers DA (1992) Ribosomal RNA sequences and the diversity of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *PNAS*, 89: 3639–3643.
- Rowan R, Knowlton N (1995) Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(7):2850-2853.
- Rowan R, Whitney SM, Fowler A, Yellowlees D (1996) Rubisco in marine symbiotic dinoflagellates: form II

- enzymes in eukaryotic oxygenic phototrophs encoded by a nuclear multigene family. *The Plant cell* 8: 539–553.
- Rowan R, Knowlton N, Baker A, Jara J (1997) Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*, 388(6639) :265-269.
- Sachs JL, Wilcox TP (2006) A shift to parasitism in the jellyfish symbiont *Symbiodinium microadriaticum*. *Proc R Soc Lond B*, 273:425–429
- Sachs JL, Essenberg CJ, Turcotte MM (2011) New paradigms for the evolution of beneficial infections. *Trends Ecol Evol*, 26:202–209
- Salih A, Hoegh-Guldberg O, Cox G (1998) Photoprotection of Symbiotic Dinoflagellates by Fluorescent Pigments in Reef Corals. In: Greenwood JG, Hall NJ, eds. *Proceedings of the Australian Coral Reef Society 75th Anniversary Conference, Heron Island October 1997*. Brisbane: University of Queensland. pp 217-230.
- Schreiber U, Bilger W (1993) Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Prog Bot*, 54:151-173.
- Salih A, Larkum A, Cox G, Kuhl M, Hoegh-Guldberg O (2000) Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature*, 408, 850–853
- Salih, A. et al. (2006) The role of host-based color and fluorescent pigments in photoprotection and in reducing bleaching stress in corals. *Proc. 10th Int. Coral Reef Symp* 746–756
- Sampayo EM, Dove S, LaJeunesse TC (2008) Cohesive molecular genetic data delineate species diversity in the dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Mol. Ecol.*, 18 (3):500–519.
- Savage AM, Goodson MS, Visram S, Trapido- Rosenthal H, Wiedenmann J, Douglas AE (2002a) Molecular diversity of symbiotic algae at the latitudinal margins of their distribution: dinoflagellates of the genus *Symbiodinium* in corals and sea anemones. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 244:17–26
- Savage AM, Trapido-Rosenthal H, Douglas AE (2002b) On the functional significance of molecular variation in *Symbiodinium*, the symbiotic algae of Cnidaria: photosynthetic response to irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 244:27–37
- Schmidt-Roach S, Lundgren P, Miller KJ, Gerlach G, Noreen AME, Andreakis N (2012a) Assessing hidden species diversity in the coral *Pocillopora damicornis* from eastern Australia. *Coral Reefs*, 32:161–172.
- Schmidt-Roach S, Miller KJ, Woolsey E, Gerlach G, Baird AH. 2012b. Broadcast spawning by *Pocillopora* species on the Great Barrier Reef. *PLoS ONE*, 7:e50847
- Schoenberg DA, Trench RK (1980) Genetic variation in *Symbiodinium* (=Gymnodinium) *microadriaticum* freudenthal, and specificity in its symbiosis with marine invertebrates. I. Isoenzyme and soluble protein patterns of axenic cultures of *Symbiodinium microadriaticum*. *Proc Royal Soc Lon B Biol Sci*, 207:405-427
- Sebens KP, Witting J, Helmuth B (1997) Effects of water flow and branch spacing on particle capture by the reef coral *Madracis mirabilis* (Duchassaing and Michelotti). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 211(1) :1–28.
- Shick JM, Dunlap WC (2002) Mycosporine-like amino acids and related gadusols: biosynthesis, accumulation, and UV-protective functions in aquatic organisms. *Annu. Rev. Physiol.*, 64:223–262
- Silverman J, Lazar B, Cao L, Caldeira K, Erez J (2009) Coral reefs may start dissolving when atmospheric CO₂ doubles. *Geophys. Res. Lett.*, 36: L05606
- Silverstein RN, Correa AMS, Baker AC (2012) Specificity is rarely absolute in coral-algal symbiosis: implications for coral response to climate change. *Proc R Soc B Biol Sci*, 279(1738):2609–2618
- Smith DJ, Suggett DJ, Baker NR (2005) Is photoinhibition of zooxanthellae photosynthesis the primary cause of thermal bleaching in corals? *Global Change Biology* 11: 1–11
- Smith R, Pinzo'n JH, LaJeunesse TC (2009) *Symbiodinium* (Dinophyta) diversity and stability in aquarium corals. *J Phycol*, 45: 1030–1036.
- Sournia A, Ricard M. (1976) Données sur l'hydrologie et la productivité d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). *Vie Milieu*, 26: 243-279.
- Stat M, Carter D, Hoegh-Guldberg O (2006). The evolutionary history of *Symbiodinium* and scleractinian hosts- Symbiosis, diversity, and the effect of climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(1):23-43.
- Stat M, Morris E, Gates RD (2008) Functional diversity in coral–dinoflagellate symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(27): 9256-9261.
- Stat M, Loh WKW, Hoegh-Guldberg O, Carter DA (2008b) Symbiont acquisition strategy drives host-symbiont associations in the southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 27:763–772
- Stat M, Loh WKW, LaJeunesse TC, Hoegh-Guldberg O, Carte DA (2009) Stability of coral-endosymbiont associations during and after a thermal stress event in the southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 28(3): 709-713.
- Stat M, Gates RD (2011) Clade D *Symbiodinium* in scleractinian corals: a ‘nugget’ of hope, a selfish opportunist, an ominous sign, or all of the above? *J Mar Biol*. doi:10.1155/2011/730715
- Star MP (1975) A generalized scheme for classifying organismic associations. *Symp Soc Exp Biol* 29:1–20
- Stimson J (1985) The effect of shading by the table coral *Acropora hyacinthus* on understory corals. *Ecology*,

- 66, 40-53.
- Stimson J, Sakai K, Sembali H (2002) Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of beaching-induced mortality. *Coral Reefs*, 21:409–421
- Suggett DJ, Warner ME, Smith DJ, Davey P, Hennige S, Baker NR (2008) Photosynthesis and production of hydrogen peroxide by symbiodinium (pyrrhophyta) phylotypes with different thermal tolerances. *Journal of Phycology*, 44(4), 948-956.
- Sussman M, Willis BL, Victor S, Bourne DG (2008) Coral pathogens identified for white syndrome epizootics in the Indo-Pacific. *Plos ONE* 3(6): e2393.
- Sussman M, Mieog JC, Doyle J, Victor S, Willis BL, Bourne DG (2009) *Vibrio* zinc-metalloprotease causes photoinactivation of coral endosymbionts and coral tissue lesions. *PLoS ONE*, 4: e4511.
- Sutherland KP, Porter JW, Torres C (2004) Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellae corals. *Mar Ecol Prog Ser*, 266 :273-302
- Suwa R, Nakamura M, Morita M, Shimada K, Iguchi A, et al. (2010) Effects of acidified seawater on early life stages of scleractinian corals (Genus *Acropora*). *Fisheries Science*, 76: 93–99.
- Szmant AM (2002) Nutrient enrichment on coral reefs : is it a major cause of coral reef decline ? *Estuaries*, 25 :743-766.
- Takahashi S, Nakamura T, Sakamizu M, van Woesik R, Yamasaki H (2004) Repair machinery of symbiotic photosynthesis as the primary target of heat stress for reef-building corals. *Plant and Cell Physiology*, 45(2), 251-255.
- Takahashi s, Murata N (2008) How do environmental stresses accelerate photoinhibition ? *Trends in Plant Planet* 13(4):178–182.
- Taylor DL (1974) Symbiotic marine algae; taxonomy and biological fitness. In: Vernberg, W.B. (Ed.), *Symbiosis in the Sea*. University of South Carolina Press, Columbia, pp. 245–262.
- Tchernov D, Gorbunov MY, de Vargas C, Yadav SN, Milligan AJ, Häggblom M, Falkowski PG (2004) Membrane lipids of symbiotic algae are diagnostic of sensitivity to thermal bleaching in corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(37):13531-13535.
- Telesnicki GJ, Goldberg WM (1995) Effects of turbidity on the photosynthesis and respiration of two south Florida reef coral species. *Bulletin of Marine Science*, 57, 527–539.
- Thornhill DJ, LaJeunesse TC, Kemp DW, Fitt W, Schmidt G (2006a) Multi-year, seasonal genotypic surveys of coral-algal symbioses reveal prevalent stability or post-bleaching reversion. *Mar Biol*, 148:711–722
- Thornhill DJ, Fitt WK, Schmidt GW (2006b) Highly stable symbioses among western Atlantic brooding corals. *Coral Reefs*, 25:515-519
- Thornhill DJ, Mahon AR, Norenburg JL, Halanych KM (2008) Open-ocean barriers to dispersal: a test case with the Antarctic Polar Front and the ribbon worm *Parborlasia corrugatus* (Nemertea: Lineidae). *Molecular ecology*, 17(23), 5104-5117.
- Thornhill DJ, Doubleday K, Kemp DW, Santos SR (2010) Host hybridization affects specificity of cnidarian-dinoflagellate associations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 420:113-123.
- Tilman D, Fargione J, Wolff B, D'Antonio C, Dobson A, Warth R, Schindler D, Schlesinger WH, Simberloff D, Swackhamer D (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292:281–284.
- Titlyanov EA, Titlyanov TV, Leletkin VA, Tsukahara J, van Woesik R, Yamazato K (1996) Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals. *Mar Ecol Prog Ser*, 139:167–178.
- Todd PA (2008) Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol Rev*, 83 :315-337.
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N. 2001. Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: Patterns of distribution of four taxa of Symbiodinium on different reefs and across depths. *Biol. Bull.*, 201:348–59
- Toller WW, Rowan R, Knowlton N (2001b) Repopulation of zooxanthellae in the Caribbean corals *Montastraea annularis* and *M. faveolata* following experimental and disease-associated bleaching. *Biol Bull*, 201: 360–373.
- Tortell P (2000) Evolutionary and ecological perspectives on carbon acquisition in phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 45: 744–750.
- Towanda T, Thuesen EV (2012) Prolonged exposure to elevated CO₂ promotes growth of the algal symbiont *Symbiodinium muscatinei* in the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *Biology Open*, 1: 615–621.
- Trench RK (1979) The cell biology of plant-animal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology*, 30: 485-531.
- Trench RK (1993) Microalgal-invertebrate symbioses: a review. *Endocyt Cell Research*, 9:135–175.
- Trotter J, Montagna P, McCulloch M, Silenzi S, Reynaud S, Mortimer G, Rodolfo-Metalpa R. (2011). Quantifying the pH ‘vital effect’ in the temperate zooxanthellate coral *Cladocora caespitosa* : Validation of the boron seawater pH proxy. *Earth and Planetary Science Letters*, 303(3), 163-173.
- Turley C, Eby M, Ridgwell AJ, Schmidt DN, Findlay HS, Brownlee C, Riebesell U, Fabry VJ, Feely RA, Gattuso JP (2010) The societal challenge of ocean acidification. *Mar Poll Bull*, 60 (2010) 787–792

- Ulstrup KE, Van Oppen MJH (2003). Geographic and habitat partitioning of genetically distinct zooxanthellae (Symbiodinium) in *Acropora* corals on the Great Barrier Reef. *Molecular Ecology*, 12(12) :3477-3484.
- Ulstrup KE, van Oppen MJH, Kuhl M, Ralph PJ (2007) Inter-polyp genetic and physiological characterization of Symbiodinium in an *Acropora valida* colony. *Mar. Biol.*, 153 :225 – 234.
- Uthicke S, Fabricius KE (2012) Productivity gains do not compensate for reduced calcification under near-future ocean acidification in the photosynthetic benthic foraminifer species *Marginopora vertebralis*. *Global Change Biology*: j.1365-2486.2012.02715.x.
- Van Oppen M (2001) In vitro establishment of symbiosis in *Acropora millepora* planulae. *Coral Reefs* 20(3): 200.
- Van Oppen M J, Palstra FP, Piquet AMT, Miller DJ (2001b) Patterns of coral–dinoflagellate associations in *Acropora*: significance of local availability and physiology of Symbiodinium strains and host–symbiont selectivity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1478):1759-1767.
- van Oppen MJH, Mieog JC, Sanchez CA, Fabricius KE (2005) Diversity of algal endosymbionts (zooxanthellae) in octocorals: the roles of geography and host relationships. *Molecular Ecology*, 14(8) :2403-2417.
- Van Oppen MJV, Mahiny AJ, Done TJ (2005c). Geographic distribution of zooxanthella types in three coral species on the Great Barrier Reef sampled after the 2002 bleaching event. *Coral Reefs*, 24(3), 482-487.
- van Oppen MJH, Gates RD (2006) Conservation genetics and the resilience of reef-building corals. *Molecular Ecology*, 15, 3863–3883.
- van Vuuren DP, Stehfest E den Elzen MG, Kram T, van Vliet J, Deetman S, et al. (2011). RCP2. 6: exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2 C. *Climatic Change*, 109(1-2), 95-116.
- van Woesik R, Sakai K, Ganase A, Loya Y (2011) Revisiting the winners and losers a decade after coral bleaching. *Mar Ecol Prog Ser*, 434:67–76.
- Van Woesik R, Franklin EC, Leary JO, McClanahan TR, Klaus JS, Budd AF (2012) Hosts of the Plio-Pleistocene past reflect modern-day coral vulnerability. *Proceedings of the Royal Society B*, 279:2448–2456
- Vaughan TW (1914). Reef corals of the Bahamas and of the southern Florida. *Carnegie Institute Washington Yearbook*, 13, 222-226.
- Vaughan TW (1919) Corals and the formation of coral reefs. *Annual Report of the Smithsonian Institution*. 17 :189–238.
- Venn AA, Loram JE, Trapido-Rosenthal HG, Joyce DA, Douglas AE (2008) Importance of time and place: patterns in abundance of Symbiodinium clades A and B in the tropical sea anemone *Condylactis gigantea*. *Biol Bull*, 215: 243–252.
- Venn AA, Tambutté É, Lotto S, Zoccola D, Allemand D, Tambutté S (2009) Intracellular pH in Symbiotic Cnidarians. *Proc Natl Acad Sci USA* 39:16574–16579
- Venn AA, Tambutté E, Holcomb M, Laurent J, Allemand D, Tambutté S (2013) Impact of seawater acidification on pH at the tissue-skeleton interface and calcification in reef corals. *PNAS*, 110(5):1634-1639.
- Veron JEN (2000) Corals of the world. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia.
- Veron JEN, Pichon M (1976) Scleractinia of Eastern Australia, Monogr Ser Aust Inst Mar Sci I
- Veron J, Stafford-Smith M (2000) Corals of the world. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia.
- Vezzulli L, Previati M, Pruzzo C, Marchese A, Bourne DG, Cerrano C (2010) *Vibrio* infections triggering mass mortality events in a warming Mediterranean Sea. *Environ Microbiol*, 12: 2007–2019.
- Vidal-Dupiol J, Adjeroud M, Roger E, Foure L, Duval D, Mone Y, Ferrier-Pages C, Tambutte E, Tambutte S, Zoccola D, Allemand D, Mitta G (2009) Coral bleach- ing under thermal stress: putative involvement of host/symbiont recognition mechanisms. *BMC Physiol.*, 9: 14.
- Vidal-Dupiol J, Ladrière O, Meistertzheim A-L, Fouré L, Adjeroud M, Mitta G (2011) Physiological responses of the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* to bacterial stress from *Vibrio coralliilyticus*. *J Exp Biol*, 214: 1533–1545.
- Vidal-Dupiol J, Zoccola D, Tambutte E, Grunau C, Cosseau C, Smith KM, Freitag M, Dheilily NM, Allemand D, Tambutte S (2013) Genes Related to Ion-Transport and Energy Production Are Upregulated in Response to CO₂-Driven pH Decrease in Corals: New Insights from Transcriptome Analysis. *PLoS One*, 9(3) e58652
- Voolstra CR, Sunagawa S, Schwarz JA, Coffroth MA, Yellowlees D, Leggat W, Medina M (2009) Evolutionary analysis of orthologous cDNA sequences from cultured and symbiotic dinoflagellate symbionts of reef-building corals (Dinophyceae: Symbiodinium). *Comp. Biochem. Physiol. D:Gen. Prot.*, 4 (2):67–74.
- Voss JD, Richardson LL (2006) Coral diseases near Lee Stocking Island, Bahamas: Patterns and potential drivers. *Diseases of Aquatic Organisms*, 69:33–40.
- Wakefield TS, Kempf SC (2001) Development of host- and symbiont- specific monoclonal antibodies and confirmation of the origin of the symbiosome membrane in a cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Biological Bulletin*, 200: 127-43.
- Wakeford, M., Done, T., Johnson, C., 2008. Decadal trends in a coral community and evidence of changed

- disturbance regime. *Coral Reefs* 27, 1–13.
- Ward JR, Lafferty KD (2004) The elusive baseline of marine diseases: are diseases in ocean ecosystems increasing? *PLoS Biol*, 2: 542–547.
- Warner ME, Fitt WK, Schmidt GW (1996). The effects of elevated temperature on the photosynthetic efficiency of zooxanthellae in hospite from four different species of reef coral: a novel approach. *Plant, Cell & Environment*, 19: 291–299
- Warner ME, Fitt WK, Schmidt GW (1999) Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96:8007-8012
- Wasmund N, Topp I, Schories D (2006) Optimising the storage and extraction of chlorophyll samples. *OCEANOLOGIA*, 48 (1) :125-144.
- Weis VM (2008) Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. *J. Exp. Biol.*, 211, 3059–3066.
- Weis V, Reynolds W, deBoer M, Krupp D (2001). Host-symbiont specificity during the onset of symbiosis between the dinoflagellates *Symbiodinium* spp. and planula larvae of the scleractinian coral *Fungia scutaria*. *Coral Reefs*, 20 :301-308.
- Weis VM, Davy SK, Hoegh-Guldberg O, Rodriguez-Lanetty M, Pringle JR (2008) Cell biology in model systems as the key to understanding corals. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:369-376.
- Wilby RL, Dalgleish HY, Foster IDL (1997) The impact of weather patterns on historic and contemporary catchment sediment yields. *Earth Surf Process Landf*, 22:353–363.
- Wilcox TP (1998) Large subunit ribosomal RNA systematics of symbiotic dinoflagellates: Morphology does not recapitulate phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 10:436–48
- Wild C, Huettel M, Klueter A, Kremb SG, Rasheed MYM, Jorgensen BB (2004a) Coral mucus functions as an energy carrier particle trap in the reef ecosystem. *Nature*, 428 :66-70
- Wild C, Rasheed M, Werner U, Franke U, Johnstone R, Huettel M (2004b) Degradation and mineralization of coral mucus in reef environments. *MEPS*, 267 :159-171.
- Wilkinson C (2000) Status of Coral Reefs of the world. Australian Institute of Marine Science, Townsville.
- Wilkinson C (2004) Status of coral reefs of the world: 2004. Global Coral Reef Monitoring Network and Australian Institute of Marine Science
- Williams GJ, Aeby GS, Cowie ROM, Davy SK (2010) Predictive Modeling of Coral Disease Distribution within a Reef System. *PLoS ONE*, 5: e9264.
- Willis B, Page C, Dinsdale E (2004) Coral disease on the Great Barrier Reef. In: Rosenberg E, Loya Y, eds. *Coral Health and Disease*. Berlin: Springer Verlag., pp 69–104.
- Wood-Charlson EM, Hollingsworth LH, Krupp DA, Weis VM (2006) Lectin/glycan interactions play a role in recognition in a coral/dinoflagellate symbiosis. *Cell. Microb.* 8 :1985-1994.
- Wooldridge SA (2009) A new conceptual model for the enhanced release of mucus in symbiotic reef corals during bleaching conditions. *Mar Ecol Prog Ser*, 396: 145–52
- Wooldridge SA (2010) Is the coral-algae symbiosis really ‘mutually beneficial’ for the partners? *BioEssays*, 32:615–625
- Yamashita H, Suzuki G, Hayashibara T, Koike K (2011) Do corals select zooxanthellae by alternative discharge? *Mar. Biol.*, 158:87 -100.
- Yellowlees D, Rees TA, Leggat W (2008) Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant Cell Environ*, 31: 679–94.
- Yonge CM, Nicholls AG (1931) Studies on the physiology of corals. IV. The structure, distribution and physiology of the zooxanthellae. *Scientific Reports of The Great Barrier Reef Expedition*, 1: 135–176.
- Yolst DM, Wang LH, Fan TY, Chen CS, Lee RW, Sogin E, Gates RD (2013) Diversity in skeletal architecture influences biological heterogeneity and *Symbiodinium* habitat in corals. *Zoology*, j.zool.2013.06.001.
- Zann LP(1994) The status of coral reefs in south western Pacific Islands. *Mar Pollut Bull*, 29:52–61

RESUME : Les coraux constructeurs des récifs vivent en association symbiotique avec les micro-algues unicellulaires photosynthétiques du genre *Symbiodinium*. Cette association obligatoire impose des contraintes physiologiques qui accentuent la vulnérabilité des coraux. En effet, face à divers stress environnementaux naturels et/ou anthropiques, l'équilibre de ce partenariat est perturbé, provoquant la perte des algues et/ou de leurs pigments, ce qui se traduit par un blanchissement du corail. Les *Symbiodinium* sont actuellement classés en 9 clades (A à I). Chez un même hôte corallien, un ou plusieurs de ces clades peuvent être abrités pour former des associations qui semblent dépendre du contexte environnemental, suggérant que ces clades possèdent des propriétés physiologiques différentes. Ainsi, les capacités de flexibilité et d'acquisition de clades chez les coraux pourraient être une issue pour la survie de l'holobionte face à divers stress. Dans le cadre de cette thèse, ces capacités ont été explorées chez plusieurs genres coralliens (*Porites*, *Acropora*, *Pocillopora*, *Pavona*), décrits comme spécialistes ou généralistes (associés à un ou plusieurs clades). La diversité et la dynamique des communautés de *Symbiodinium* associées aux coraux étudiés ont été estimées à l'aide de la technique de PCR en temps réel et évaluées dans différents contextes environnementaux: *in situ* lors d'un suivi spatio-temporel de 18 mois à Moorea, ou *ex situ* lors d'une incubation à différentes pCO₂. Ces travaux ont montré que les cinq espèces coralliennes étudiées ont la possibilité d'héberger jusqu'à 3 (1/5) ou 4 (4/5) clades distincts, menant à reconsidérer la notion de spécialiste. De plus cette association est régulée quantitativement, chaque colonie présentant un profil d'assemblage de clades stable qui lui est propre. Des modifications sporadiques de cet assemblage, par *switching* et *shuffling* ont aussi été observées. Ces variations de composition ont révélé, pour la première fois, des interactions antinomiques ou au contraire privilégiées entre certains clades, modulant les capacités photosynthétiques de l'holobionte. Elles n'ont néanmoins pas été induites par un contexte environnemental donné (pCO₂ ou variations naturelles de ce suivi). Cependant, l'apparition, chez *Acropora cytherea*, d'épizooties de *Vibrio* spp. et d'une maladie corallienne a révélé l'implication des clades A et D dans la prédisposition et la résistance de leur hôte à ces événements. En conclusion, l'ensemble des résultats obtenus suggère que la dynamique des *Symbiodinium* est un mécanisme constitutif chez le corail, avec une régulation qualitative et quantitative propre à chaque colonie.

Mots clés : *Symbiodinium*, coraux, qPCR, dynamique, flexibilité, conditions environnementales, résistance, maladie corallienne, *Vibrio*.

ABSTRACT : Reef-building corals live in symbiosis with photosynthetic, unicellular, micro-algae of the genus *Symbiodinium*. This obligatory association imposes physiological constraints that accentuate the vulnerability of corals. Indeed, under various stresses, whether natural environmental and/or anthropogenic, the balance of this partnership is altered leading to the loss of algae and/or their pigments, resulting in coral bleaching. *Symbiodinium* is currently classified into 9 clades (A-I). The same coral host can harbour representatives of one or more of these clades, forming associations that seem to depend on the environmental context, suggesting that these clades have different physiological properties. Therefore, capacity and flexibility of corals in acquiring clades may be an issue for the survival of the holobiont against various stresses. In this thesis, these abilities have been explored in several coral genera (*Porites*, *Acropora*, *Pocillopora*, *Pavona*), described as specialists or generalists (associated with one or more clades respectively). The diversity and dynamics of *Symbiodinium* communities associated with the studied corals were estimated using the real-time PCR technique, and evaluated in different environmental contexts : *in situ*, in an 18-month spatio-temporal survey in Moorea, or *ex situ*, upon incubation with different pCO₂. These studies showed that the five coral species studied have the ability to host up to 3 (1/5) or 4 (4/5) distinct clades, leading to a reconsideration of the notion of specialist. Moreover, this association is regulated quantitatively, each colony having its own stable profile of algal clades. Sporadic changes in this assembly, by switching and shuffling, were also observed. These compositional changes reveal for the first time conflicting or, in contrast, preferred interactions between certain clades, modulating the photosynthetic capacity of the holobiont. Yet, they are not induced by a given environmental context (pCO₂ or natural variations of this survey). However, records in *Acropora cytherea* of *Vibrio* spp outbreaks together with a coral disease, reveal the involvement of clades A and D in susceptibility and resistance of the host to these events. In conclusion, the overall results suggest that the dynamic of *Symbiodinium* is a constitutive mechanism in coral, with a qualitative and quantitative regulation linked to each colony.

Key words: *Symbiodinium*, corals, qPCR, dynamic, flexibility, environmental conditions, resistance, coral disease, *Vibrio*.